Spuren tierischer Tätigkeit im Boden des Buchenwaldes

Von

Dr. GERHARD ZACHARIAE

Mit 20 Abbildungen



1965

PAUL PAREY IN HAMBURG UND BERLIN

VERLAG FÜR LANDWIRTSCHAFT · GARTENBAU UND FORSTWESEN

HAMBURG 1 · SPITALERSTRASSE 12

Vorwort

Diese Studien wurden in den Jahren 1957 bis 1963 durchgeführt. Sie waren mir möglich durch ein Forschungsstipendium und Sachbeihilfen der Deutschen Forschungsgemeinschaft und die freundliche Hilfe zahlreicher Beamter in privaten und staatlichen Forstverwaltungen. Hier sind – in alphabetischer Reihenfolge – zu nennen die Herren Fm. ARNOLD, Fm. v. ARNSWALD, Frstdir. BÖHMCKER, Fm. v. BROCKHAUSEN, Rf. DAVID, Obfm. Dr. EBNER, Rf. ELTEN, Fm. FREYMANN, Frstdir. KALLPENN, Fm. KLAUSER, Obregfrstrt. KLOTZ, Rf. LÄNGE, Obfrstrt. Dr. LANG, Obf. LIESSMANN, Fm. MENZ, Rf. OPITZ, Rf. REINWALD, Obfm. SCHEU, Obf. SCHNEIDER, Rf. SCHÖNOWSKI, Obregfrstrt. SELLER, Fm. STÄHLING, Obfm. WAGNER, Obfm. WINTER, Fm. Dr. WOBST. Meine Frau hat jahrelang die Mühen der Geländearbeit geteilt und auch bei der Anfertigung der Photographien geholfen. Die Herren Prof. Dr. KUBIENA und Prof. Dr. WECK gewährten mir einen Arbeitsplatz in der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft in Reinbek; Herr Prof. Dr. KUBIENA ermöglichte auch die Herstellung der Präparate in der Schleifwerkstatt seiner Abteilung. Die Herren Prof. Dr. SCHÖNHALS und Prof. Dr. Dr. h. c. WITTICH gaben mir Hinweise zu einzelnen Standorten. Die Kreissparkasse Stormarn machte mit einem Druckzuschuß eine Verbilligung möglich. Allen möchte ich für die Unterstützung auch an dieser Stelle herzlich danken.

GERHARD ZACHARIAE

Inhalt

1. Einleitung

Im Gegensatz zu den Wirkungen der Mikroorganismen sind die wesentlichen Leistungen der Tiere im Waldboden an mechanische Tätigkeiten gebunden, bei welchen sie morphologisch sichtbare Spuren hinterlassen. Bei jeder Verarbeitung der organischen Reste durch Tiere entstehen Fraßbilder und Losungen; manche davon sind sehr charakteristisch. Alle stofflichen Veränderungen des Substrates im Darm der Tiere erfolgen in dem Maße, wie Pflanzenreste und Erdmaterial gefressen und Exkremente erzeugt werden. Die Strukturen des Bodens schließlich können nur soweit von Tieren stammen, wie diese nachweislich das Material formen, darin graben und wühlen. Das Studium der morphologisch sichtbaren Tierspuren liefert darum nicht nur den Schlüssel zum Verständnis vieler humusbiologischer Vorgänge, sondern auch die Grundlage für ein Urteil über den quantitativen Wert der tierischen Leistungen.

Diese Arbeit gibt zunächst einen Überblick über die Tierspuren im Boden des Buchenwaldes und daran ablesbare, allgemeingültige Regeln. Das erstrebte Ziel ist die Beantwortung der Frage: „Was leisten Bodentiere für die forstliche Humuswirtschaft?“ Die beschriebenen Erscheinungen findet man – weniger deutlich und meistens nicht so geordnet – auch bei Eiche und Ahorn, manchmal auch unter Hainbuche, Linde und anderen Laubhölzern, wenn eine geschlossene, geschichtete Streudecke vorliegt. Für vergleichende Studien eignen sich jedoch Rotbuchenbestände am besten, weil die Forstwirtschaft sie in weiten ökologischen Grenzen verbreitet hat. Klima und Boden variieren die Humuszustände bei Buchenstreu besonders stark; sie beeinflussen C/N-Verhältnis und Basengehalt der Frischstreu (Wittich, 1933; Duchaufour, 1947; Rühl, 1957; Fuchs, 1961), die mechanische Beschaffenheit der Blätter und auch viele Vorgänge bei deren Verarbeitung. Das Laub wird wegen seiner relativ schlechten Zersetzbarkeit (Wittich, 1939, 1943, 1953; Johnston, 1953) nur bei optimalen Bedingungen schnell und zu bestem Humus verarbeitet; in ungünstigen Fällen liefert es mächtige Auflagen von langsam und unvollständig zersetzten Resten. Darum ist die Vielfalt der Humusbildungen unter Buche größer als unter allen anderen Laubbäumen Mitteleuropas; entsprechend vielfältig sind die darin sichtbaren Tierspuren. Eine ähnliche Darstellung für die Fichte als das wirtschaftlich wichtigste Nadelholz folgt an anderer Stelle.

Die indirekten Leistungen der Bodenfauna, wie Verschleppen von Mikrobenkeimen (Hutchinson und Kamel, 1956; Franz, 1957; Dobbs und Hinson, 1960), Einfluß auf Zusammensetzung und Aktivität der Mikroflora (Russell, 1961, S. 165 u. 214 f.; Giljarov, 1963; Went, 1963; dort weit. Lit.), Beteiligung am Nährstoffhaushalt (Satchell, 1963) und Akkumulation und Rekuperation von Energie (Balogh, 1958, S. 119 u. 123 f.) wurden nicht untersucht. Die morphologische Betrachtung gibt aber eine Vorstellung, in welchem Umfang solche Vorgänge stattfinden können.

Auf die Ursachen für die ungleiche Verteilung der Tierleistungen wird hier noch nicht eingegangen. Zahlreiche Faktoren wirken dabei direkt oder indirekt mit, z. B. Oberflächenform des Geländes, Eigenschaften des Ausgangsgesteins und des darauf gebildeten Bodens, dessen Wasserhaushalt, Lokalklima, Geschichte und Aufbau des Bestandes, Zuammensetzung der Strauch- und Krautflora und nicht zuletzt die Natur der Waldbodendecke selbst, die zwar im wesentlichen von den Organismen geformt wird, aber zugleich für sie neue Umweltfaktoren in chemischer, mechanischer und mikroklimatischer Hinsicht liefert. Über diese Beziehungen wird später berichtet.

2. Material und Methoden

2.1 Beobachtungen

Die humusbiologisch wichtigen Tiere lassen sich, wenn auch unter Schwierigkeiten und großem Zeitaufwand, im Waldboden studieren. Die folgende Darstellung und die Ausdeutung der Schliffbilder entstanden so aus der Kombination vieler Einzelbeobachtungen. Wohl kann man die meisten Fraßbilder und Losungen bei Haltung der Tiere im Laboratorium gewinnen, was die Identifikation erleichtert. Weil aber viele Bodentiere sich auch unnatürlichen Versuchsbedingungen fügen, können solche Experimente allein zu falschen Vorstellungen über das Geschehen im Waldboden führen. Im Gelände angelegte Versuche und Markierungen haben zur Sicherung mancher Beobachtungen beigetragen (ZACHARIAE, 1962).

2.2 Standorte

Die Charakterisierung der zahlreichen Standorte muß aus Gründen der Raumersparnis auf die als Beispiele genannten beschränkt bleiben. Es wurden Buchenbestände und größere Horste im Bereich der folgenden privaten und staatlichen Forstverwaltungen untersucht: Badenweiler/Schwarzw., Barlohe/Mittelholst., Bonndorf/Schwarzw., Buchenau/Bayer. Wald, Friedrichsruh/Sachsenwald, Garlsdorf/nördl. Niedersachs., Hausbruch/Hamburg, Lautenthal/Harz, Neustadt/Odenw., Panker/Ostholst., Schopfheim/Schwarzw., Stauffenburg/Harz, Ziegenberg/Vogelsberg und Zwiesel-Ost/Bayer. Wald.

Aus der Aufzählung ergibt sich, daß die Ergebnisse zunächst höchstens für Mitteleuropa Gültigkeit haben. Diese Einschränkung ist nötig, weil ein anderes Großklima in geographisch weiter entfernten Gebieten wesentliche Unterschiede bei Vorgängen der Humusbildung bedingen kann. Leider wird dies oft vergessen und dadurch der Wert internationaler Zusammenarbeit gemindert. Die vergleichbaren Untersuchungen an Enchytraeen von NIELSEN (1955a, b) im östlichen Jütland und von O'CONNOR (1957, 1958) in Nordwales beweisen, wie verschieden die Lebensverhältnisse für eine Tiergruppe dann sein können. So ist es auch — wenigstens teilweise — zu verstehen, daß die Bedeutung einzelner Tiere hier anders beurteilt wird als von ausländischen Autoren.

Alle Beobachtungen wurden in älteren Beständen durchgeführt, in denen zwischen Laubfall und Aufarbeitung ungefähr Gleichgewicht besteht. Darunter sind sowohl ebene als auch Hanglagen. Im letzteren Fall sind die gefundenen Gesetzmäßigkeiten nur an Stellen deutlich, wo die charakteristische Schichtenfolge ausgebildet ist und nicht durch Hangkriechen des Bodens gestört wird. Hier wird nur das regelmäßige Schicksal der Laubstreu geschildert, welche den größten Teil des Bestandesabfalls bildet. Sonnenblätter widerstehen mikrobiellen wie tierischen Angriffen allgemein etwas länger als Schattenblätter; ihre Verarbeitung ist aber nicht grundsätzlich verschieden. Örtliche Besonderheiten, wie Traufen, staunasse Plätze, vom Myzel bestimmter höherer Pilze beherrschte Stellen (KÜHNELT, 1963), Baumstümpfe und deren nächste Umgebung (BRAUNS, 1954b; KÜHNELT, 1961, S. 269 ff.; MAMAEV, 1961) usw. müssen zunächst unberücksichtigt bleiben, ebenso wie der Abbau von Holz, Wurzeln, Borke, Knospenschuppen, Fruchtbechern usw. Wo eine Krautflora entwickelt ist, beziehen die Beobachtungen sich auf wenig oder nicht bewachsene Stellen; zwischen den Wurzeln sind die Verhältnisse oft nicht so klar erkennbar.

2.3 Dünnschliffe

Die abgebildeten Schliffe zeigen die Bodenelemente in natürlicher Lagerung. Die Proben wurden mit 4×6×8 cm großen Blechrahmen ausgestochen und bei 40° C an der Luft getrocknet. Die Schliffpräparate von etwa 40 μ Dicke wurden nach Tränkung mit „Vestophal H" (CHEMISCHE WERKE HÜLS) auf Flachschleifmaschinen von BLOHM und KLAIBER hergestellt; der ausgleichende Nachschliff erfolgte in Handarbeit (zur Technik s. ALTEMÜLLER, 1956, 1962; JONGERIUS und HEINTZBERGER, 1963; KUBIENA, BECKMANN und GEYGER, 1964). Auf umständlichere Behandlung wurde verzichtet, weil hier die Geländebeobachtung im Vordergrund steht.

Die rasche Trocknung läßt einzelne große Schwundrisse entstehen, die leicht als Artefakte erkennbar sind. Die organischen Substanzen schrumpfen dabei meistens stärker als die mineralischen; dies verfälscht die Größenverhältnisse etwas, trägt aber oft zur Klarheit der Bilder bei. Ohne Färbung sind fast alle Hyphen niederer Pilze und auch viele der höheren Pilze unsichtbar. Da nicht die Pilze Gegenstand dieser Untersuchung sind, ist der Effekt erwünscht; wo reichlich Myzelien vorhanden sind, werden die Bilder auch hierdurch für zoologische Arbeiten klarer.

3. Begriffe

Dieser Abschnitt ist kein neuer Vorschlag zu den vielen vorhandenen Bezeichnungssystemen, sondern ein aus der Aufgabe erwachsener Notbehelf. Weil die Arbeit gerade zur Entstehung und Einteilung der Humusformen einen Beitrag liefert, sollten auf diesem Gebiet möglichst neutrale Begriffe verwendet werden; außerdem soll die Darstellung sprachlich einfach und übersichtlich bleiben. Sie kann darum nicht immer den für die standortkundliche Praxis aufgestellten Regeln (Ehwald, 1958) folgen.

Der Begriff *Humus* wird hier streng morphologisch aufgefaßt, als „die sowohl makroskopisch als auch mikroskopisch strukturlos, d. h. frei von Gewebestrukturen, erscheinende organische Masse des Bodens“ (Laatsch, 1957, S. 114; vgl. Russell, 1950, S. 255, und 1961, S. 264). Nach dieser für die *Bodenmorphologie* geschaffenen Definition läßt sich auch in der Bodenzoologie gut arbeiten. Einer Beschreibung von durch Bodenorganismen bewirkten *stofflichen Änderungen* wird hiermit nicht vorgegriffen; die chemische Analyse erfaßt stets Komponenten, die mit Begriffen der Chemie abgrenzbar sind. Die zoologischen Beobachtungen zeigen, daß die Humusmassen unterschiedlicher Herkunft, verschieden alt und stofflich ungleichwertig sein müssen. Dies mag Anregung zu einer Zusammenarbeit mit Humuschemie und Mikrobiologie sein.

Die Rolle der Tiere bei der *Umwandlung der Laubstreu* in Humusmasse und ihr Einfluß auf die *Struktur der humosen Erde* sind Gegenstand dieser Untersuchung. Der morphologischen Betrachtungsweise entsprechend wird das Material durch Tiere *auf-*, *umgearbeitet* oder *verarbeitet*. Ihr Kot wird, soweit er charakteristische Gestalt hat, auch *Losung* genannt. Die Wirkung der Mikroflora wird sprachüblich mit *modern*, *verwesen*, *verrotten* bezeichnet. Das Wort *Zersetzung* schließt im üblichen Sinn stoffliche und morphologische Änderungen ein; es wird darum nur allgemein gebraucht. Der Ablauf der humusbiologischen Vorgänge läßt sich in *Prozesse* gliedern; dieser neu eingeführte Begriff wird in Abschnitt 4 begründet.

In der forstlichen Humuswirtschaft ist bekanntlich die Bildung *beständiger Humusstoffe* erwünscht. Von vornherein sei betont, daß die sichtbare Zersetzung der Streu und ihre Umwandlung in amorphe Masse nicht immer damit verbunden zu sein braucht.

Die *Zeitdauer der Verarbeitung* wird gerechnet vom Streufall bis zum Humuszustand, d. h. bis zum Verschwinden der Gewebestrukturen für die Hauptmasse des Materials. Sie läßt sich in günstigen Fällen unmittelbar beobachten; in anderen ist sie — nicht ganz korrekt, aber ausreichend genau — aus der Zahl der Streugenerationen über der H-Schicht zu schließen (Zachariae, 1962). Nach Beobachtung läßt sich abschätzen, welchen Anteil die Bodentiere am so durch Menge und Zeit bestimmten Vorgang der Humusbildung haben. So wurden die Urteile über ihre *praktische Bedeutung* im Waldboden gewonnen.

Bei der Umwandlung durchläuft das Streumaterial gewöhnlich drei *Schichten* (Abb. 1), die auf Hesselman (1926) zurückgehend mit *L* (= Förna), *F* und *H* bezeichnet werden (Kubiena, 1953, S. 27; Ehwald, 1956, 1958):

L = Die Pflanzenreste sind äußerlich gut erhalten; auffällige Zersetzungsvorgänge sind noch nicht wirksam.

F = Die Pflanzenreste werden in sichtbarer Weise morphologisch und stofflich verändert. In dickeren Auflagen nimmt die Zersetzung nach unten zu, doch sind hier auch in Bruchstücken noch Gewebestrukturen erkennbar.

H = Die Pflanzenstrukturen verschwinden. Die amorphe Humusmasse ist in günstigen Fällen in die oberste Schicht des Mineralbodens eingemischt; bei langsamer und unvollständiger Zersetzung liegt sie diesem auf. Am häufigsten sind Übergänge zwischen beiden Extremen, wo Humus sowohl auf dem Mineralboden liegt als auch in diesem eingemischt ist. Darum bietet sich die Unterscheidung von *organischer* und *mineralischer H-Schicht* an. Die Vorgänge in beiden Schichten stehen in engstem Zusammenhang.

Der Beginn einer *Bleichsandschicht* bildet für die Aktivität der Bodentiere eine auffällige Grenze, nicht aber die Oberfläche des Mineralbodens allgemein. Für diese Darstellung sind daher die Begriffe mineralische H-Schicht und Bleichsandschicht zweckmäßiger als die beim Mineralboden beginnende Bezeichnung A_H und A_e. Das Wort Horizont wird weitgehend ver-

mieden, weil es mit genetischen Vorstellungen verbunden ist. Für die Tiere ist der Profilaufbau eine Gegebenheit, die sich in ihrem kurzen Leben nicht ändert.

Der Zersetzungsgrad und damit die Abgrenzung der Schichten werden sicher nicht von jedem Beobachter genau gleich beurteilt; die Sache selbst verbietet eine zu strenge Auffassung der Begriffe. Hier genügen sie jedoch zur Gliederung der Waldbodendecke als Lebensraum.

Beim Aufbau der Waldbodendecken aus diesen Schichten lassen sich mehrere Grundformen unterscheiden (vgl. LAATSCH, 1957, Abb. 29), die hier leider nicht einfach mit Mull, Moder, Rohhumus bezeichnet werden können. Die meisten diesbezüglichen Definitionen sind mit – in Einzelheiten unrichtigen oder sich widersprechenden – Angaben über die Aktivität der Tiere belastet. Wenn deren Beitrag zur Humusbildung erforscht werden soll, so darf das Ergebnis doch nicht in der Standortbeschreibung vorausgesetzt werden. Oft wurden auch Bildungsbedingungen, z. B. Klima und Basensättigung, in die Definitionen aufgenommen. Zur vorliegenden Aufgabe erscheint es aber zweckmäßig, zunächst das in der Natur Beobachtete zu beschreiben und als zweiten Schritt die Gründe für festgestellte Unterschiede zu ermitteln; ein dritter Schritt wäre, Folgerungen für die Praxis zu ziehen. Hier werden die Beispiele darum nur durch *Zeitdauer der Verarbeitung* und *Dicke der Schichten* gekennzeichnet. Zur Ergänzung werden *Höhe, Exposition, Ausgangsgestein* und die im Gelände geschätzte *Bodenart* angegeben; die richtige Benennung der Bodentypen muß Bodenkundlern überlassen bleiben. Wo sich im Text genaue Beschreibungen erübrigen, werden Standorte mit schneller Verarbeitung und größtenteils dem Boden eingemischtem Humus als *günstig*, solche mit langsamer Verarbeitung und *dickerer Auflage* als *ungünstig* bezeichnet; dies entspricht der Beurteilung in der forstlichen Praxis.

4. Gliederung der tierischen Leistungen im Waldboden

Weil artliche Zusammensetzung, Besiedlungsdichte und Aktivität der Bodenfauna von zahlreichen Faktoren abhängen, weisen die Spuren ihrer Tätigkeit eine große Vielfalt auf. Diese läßt sich nach den vielen beteiligten Tierarten schwer übersichtlich ordnen. Verschiedene geographische Verbreitung, Reaktion auf bestimmte Umwelteinflüsse und zeitlich wechselndes Verhalten einzelner Formen verwirren solche Einteilung; andererseits gibt es viele systematisch klar unterscheidbare Arten, die für die Humuswirtschaft das gleiche leisten. Das zur anfangs genannten Fragestellung Wesentliche könnte leicht untergehen in den traditionellen Artenlisten und Besatzzahlen. Wenn bodenbiologische Kenntnisse einmal der Praxis nutzbar gemacht werden sollen, werden zunächst Überblicke gebraucht. Wir können damit nicht warten, bis Systematik, Verbreitung und Autökologie aller Arten geklärt sind.

Die Übersicht wird besser, wenn man nicht von den Tieren ausgeht, sondern vom Schicksal des Streu- bzw. Bodenmaterials. Die Sukzession der Mikroflora und das Fortschreiten der mikrobiellen Zersetzung, Änderungen im Wassergehalt, im Nährstoff- und Basengehalt und anderen chemischen Merkmalen der Pflanzenreste und Bodenteilchen, deren verschieden dichte Lagerung sowie Unterschiede im Mikroklima der Lückenräume führen dazu, daß Tiere mit ähnlicher Ernährungsweise und ähnlichen Ansprüchen jeweils gleiche Schichten im Waldboden bzw. gleiche Altersstufen beim Streumaterial bevorzugen. Darum sind auch ihre Exkremente und die zoogenen Strukturen in einer gewissen Ordnung im Profil verteilt. Im Einzelfall ist diese mitunter schwer zu sehen, aber bei gründlicher Beobachtung zu allen Jahreszeiten und Vergleich vieler Standorte nicht zu verkennen. Bei Trockenheit, Kälte, Staunässe oder Nahrungsmangel müssen viele Tiere ihren Arbeitsbereich verlassen, kehren aber später wieder zurück. Darum findet man wohl Fraßspuren, Losungen, Gänge usw., nicht aber deren Urheber regelmäßig an bestimmten Stellen. Diese Spuren tierischer Tätigkeit kennzeichnen die einzelnen P r o z e s s e der Verarbeitung. Mehrere dieser Prozesse folgen in charakteristischer Weise zeitlich und räumlich aufeinander.

Der erste Versuch einer solchen Gliederung (ZACHARIAE, 1959) muß nach jetziger Kenntnis etwas geändert werden. In diesem Sinn wurden schon bei den Collembolen des Waldbodens zwei Gruppen mit unterschiedlichen Aktivitätsbereichen und für die Enchytraeen drei verschiedene Wirkungsweisen herausgestellt (ZACHARIAE, 1963, 1964).

Unter diesem Aspekt kann zunächst auf die Erfassung aller einzelnen Arten verzichtet werden. Taxonomische Exaktheit ist nur in dem Maße notwendig, wie sich Fraßspuren, Losungen und zoogene Strukturen unterscheiden lassen. Um Mißverständnisse zu vermeiden, sei betont, daß hier nicht von einer Gliederung der Bodenfauna die Rede ist. Häufig, aber nicht immer sind verwandte Arten oder solche mit gleicher Biologie bei dem gleichen Prozeß zu nennen. Viele Tiere erscheinen – der wechselnden Verhaltensweise entsprechend – an mehreren Stellen. Es handelt sich also nicht um eine Einteilung nach Lebensformtypen (Remane, 1943), obwohl solche bei vielen Prozessen vereinigt sind. Bei Anwendung dieser Gliederung auf geographisch entfernte Gebiete oder unterschiedliche Standorte sind „stellenäquivalente Arten" (Tischler, 1951, 1955, S. 49; Thiele, 1956) und „ökologische Vikarianten" (Gisin, 1947) wohl meistens dem gleichen Prozeß zuzuordnen. Man darf aber nicht umgekehrt aus ähnlicher bodenbiologischer Leistung auf solche Beziehungen schließen. Die hier behandelten Gemeinsamkeiten werden allein durch die Ordnung der Substrateigenschaften bestimmt. Diese Gliederung entstand also unter einem einseitigen Gesichtspunkt und soll nur im richtigen Zusammenhang gebraucht werden. Sie erlaubt, die Leistungen der Bodenfauna an Standorten zu vergleichen, die geographisch weit voneinander entfernt liegen oder den Organismen sehr unterschiedliche Lebensbedingungen bieten. Die voneinander abweichenden Artenspektren würden solche Vergleiche erschweren, obwohl es hierbei gar nicht auf die Einzelart ankommt. Nicht die Biologie der Bodentiere, sondern die biologischen Vorgänge im Waldboden sind hier zu schildern – als Vorarbeit zur Klärung der eingangs genannten Frage. Andererseits kann hieraus ein Beitrag zur speziellen Biologie der Bodentiere werden, sobald sich bei den einzelnen Prozessen die beteiligten Arten aufzählen lassen.

Die Ordnung der Tierspuren im Profil läßt sich am besten studieren, wo die Auflage auf dem Mineralboden vier bis acht Streugenerationen enthält und die Schichteigenarten sich deutlich ausbilden. Bei zwei- bis dreijähriger Streuverarbeitung sind Prozesse nebeneinander zu beobachten, die – vom Substrat her gesehen – aufeinander folgen. Solche Standorte enthalten aber oft eine formenreichere Fauna und sind darum besonders aufschlußreich. Nie sind alle Erscheinungen am gleichen Platz sichtbar; manche Tiere haben entgegengesetzte Ansprüche und schließen einander aus. Auf engem Raum können aber verschiedene, sogar entgegengesetzte Bedingungen verwirklicht sein, wenn sich Unterboden, Oberflächenform, Laubmenge und Mikroklima in kurzem Abstand ändern. Ein solches Beispiel zeigt vereinfacht und zusammengedrängt Abb. 1; es dient als Grundlage dieser Darstellung (s. auch Text zu Abb. 2, 3, 6, 8, 16 und 19).

Derartige Waldbestände, in denen man sämtliche beschriebenen Prozesse beobachten kann, sind selten. In den meisten Fällen treten nur einige von ihnen in Erscheinung; andere können in geringem Ausmaß stattfinden, aber die Leistung der zugehörigen Tiere ist dann quantitativ unbedeutend (Beispiele s. Text zu Abb. 9, 11, 14, 18 und 20). Einige Prozesse können völlig fehlen, während andere leicht nachweisbar sind. Manchmal herrschen einzelne Formen so stark vor, daß man in der betreffenden Schicht fast nur deren Losung erkennt (Beispiele s. Text zu Abb. 5, 10, 12, 13, 15 und 17). Es lassen sich sogar Extremfälle finden, wo ein einziger Prozeß das humusbiologische Geschehen bestimmt (Beispiele s. Text zu Abb. 4 und 7). Bei Untersuchung zahlreicher Standorte findet man fast alle Möglichkeiten verwirklicht. So entstehen mikromorphologisch grundverschiedene Bilder. Sie alle sind als Sonderfälle oder beschränkte Wiedergaben eines „idealen" Waldbodens aufzufassen, in dem sämtliche Bodentiergruppen bei Streuzersetzung und Strukturbildung mitwirken.

Diese Gliederung ist ein Versuch, der durch weitere Forschung zu verbessern ist; Abgrenzung und Beschreibung der Prozesse und tierischen Leistungen sind noch nicht vollkommen. Würde das erschöpfend gelingen, so könnten wahrscheinlich nicht nur


L
F
miner. H
a
b
c
d
e
f
h
j
k

die Vorgänge im Nadelwald, sondern auch jene in durch Kulturmaßnahmen entwaldeten Böden als Sonderfälle der Laubwaldreihe aufgefaßt werden.

5. Sichtbare Prozesse bei Streuverarbeitung und Strukturbildung

Die folgende Darstellung geht aus von einem Standort mit vollständiger „Garnitur" bodenbiologisch wichtiger Tiere (Abb. 1; s. auch Text zu Abb. 2, 14, 19 und 20). Nach der erwähnten Ordnung folgen an einem so reich besiedelten Standort die – nachfolgend beschriebenen – Prozesse *a, b, d, h* und *j* deutlich aufeinander und überschneiden sich nur teilweise. Außer diesen kann man noch einige Vorgänge klar abtrennen, die – wo sie vorhanden sind – zeitlich und räumlich neben den anderen ablaufen. So gehört der Prozeß *c* in die Bereiche von *a* und *b*, der Prozeß *e* in den gleichen wie *d*. Der Lebensraum der unter *g* genannten Tiere erstreckt sich über alle Schichten der Waldbodendecke, und die Milben bei *f* treten nur in Erscheinung, wenn in der gleichen Schicht die Tiere unter *d* weitgehend fehlen. Die Prozesse *j, k* und *l* können gleichzeitig und nebeneinander in der mineralischen H-Schicht festgestellt werden. Der Einfachheit halber werden hier alle Prozesse in eine Reihenfolge gebracht. Da viele Arten bei mehreren Vorgängen beteiligt sind, müßten biologische Angaben oft wiederholt werden; hierauf wird zwecks Raumersparnis verzichtet.

Während die Arbeit der Tiere abläuft, erfolgt zugleich – schwer oder gar nicht sichtbar – die Tätigkeit der Mikroorganismen, welche die stoffliche Umwandlung zum größten Teil durchführen. Auch deren Sukzession läßt sich nach dem Schicksal des Streumaterials gliedern, wie ČASTUHIN (1952) bei Eichenstreu und BURGES (1963) für einen Kiefernstandort zeigten. Man erwarte aber nicht, daß tierische und mikrobielle Leistungen stets korrespondieren. Beide werden sich gegenseitig beeinflussen; die sie bestimmenden Faktorenkomplexe decken sich aber sicher nicht.

Die Abbauversuche von WITTICH (1939) beweisen, daß morphologische und mikrobielle — also chemische — Zersetzung sich nicht immer entsprechen. Auf der Bodenfläche verbliebene Fichtennadeln zeigten nach 26 Monaten noch keine anatomischen Zerstörungen, hatten aber schon 33,6 % der Trockensubstanz verloren. Guterhaltene Buchenblätter wiesen nach 11 Monaten schon 38 % Substanzverlust auf. Dagegen waren Streuteile, die durch Tiere in den Boden eingearbeitet wurden, nach viel kürzerer Zeit völlig verschwunden.

Abb. 1. Laubverarbeitung in einem günstigen Waldboden mit vollständiger „Garnitur" an Leistungsgruppen. (Die einzelnen Bildteile sind zusammengedrängt, vereinfacht und in ungleichem Maßstab gezeichnet.) Kombiniert aus Beobachtungen und Dünnschliffen in FA Ziegenberg/Vogelsberg, Steigersberg, Abt. 72/7. — Gleicher Standort wie Abb. 2.

a. L-Blätter mit Losung von größeren Collembolen, die an Mikrobenbesatz und anderen organischen Resten fraßen; *b.* Kotmasse von kleinen Dipterenlarven, die dichtere Blattlagen im L/F-Grenzbereich zerfressen haben; *c.* Verstreute Losung und Kotröhre von *Dendrobaena* zwischen Blättern der unteren L-Schicht; *d (Mitte).* Losungsballen von großen Diplopoden, die sich von F-Laub ernähren; *d (links).* Losungsballen von Tipulidenlarven aus Blattresten der F-Schicht, abgesetzt unter der Oberfläche des Mineralbodens; *e (links). Dendrobaena*-Losung aus Arthropodenkot und Blatttrümmern der F-Schicht; *e (rechts).* Enchytraeenlosung aus Arthropodenkot der F-Schicht, über einem Stein vor der Einarbeitung durch Regenwürmer geschützt und darum angereichert; *f.* Paket von langsamer zersetzten Blättern mit Fraßspuren und Losung von minierenden Phtiracariden; *h (links).* Schacht von *Lumbricus terrestris* L. mit frischen Kotmassen an der Mündung; *h (rechts).* Unter einem Stein mündende Röhre von *L. terrestris* ohne Kotansammlung; *j (Mitte). Allolobophora*-Kotmasse, in lockeres Erdreich gedrückt; *j (rechts). Allolobophora*-Kotmasse, stark gepreßt und verdichtet, mit Trockenrissen; *k (Mitte).* Bohrgänge mit Losung von Enchytraeen in älteren Regenwurmexkrementen; *k (links).* Enchytraeenlosung, angereichert an von Regenwürmern wenig besuchter Stelle der mineralischen H-Schicht.

Die Schliffbilder sind stets senkrecht orientierte Ausschnitte aus dem Humusprofil. Sie fügen sich also – bei Berücksichtigung der Vergrößerung – in das Betrachten eines Bodenprofils ein, wie es jedem Forstmann und Bodenkundler geläufig ist.

Die abgebildeten Schliffproben stammen nur zum Teil von Standorten mit sehr reichhaltiger Bodenfauna (Abb. 2, 3, 6, 8, 14, 16 und 19). Bei unvollständiger „Garnitur" reichern sich die Tierspuren von einem bestimmten Prozeß an, weil die Weiterverarbeitung unterbleibt; dann sind sie oft gut erhalten. Solche Fälle – gewöhnlich unter ungünstigen Boden- oder Klimabedingungen – liefern besonders klare Bilder (Abb. 4, 5, 10, 12 und 18). Meistens sind die Einzelheiten weniger deutlich als hier gezeigt. Besonders Arthropodenkot zerfällt unter dem Einfluß von Regen und Frost, der von Tipulidenlarven (Abb. 9) etwas langsamer, die anderen Sorten sehr rasch (Abb. 6 und 7). Die Kotballen zerreißen auch im Wechsel von Quellung und Austrocknung, wenn von umgebenden Pflanzenresten her Pilzhyphen hineingewachsen sind. Bei Betrachtung der Bilder ist zu bedenken, daß die Losungsballen durch Trocknung geschrumpft und meistens nicht in ihrem größten Durchschnitt getroffen sind. Weil sie oft von unsichtbaren Pilzhyphen gehalten werden, können sie auch scheinbar im Raum schweben.

Die Unterschriften zu den Abbildungen nennen die am Standort jeweils wirksamen Prozesse. Damit geben sie zugleich eine Reihe von Beispielen, wie die Streuverarbeitung unter optimalen und unter einseitigen Bedingungen verwirklicht ist. Im Text wird darum nicht nur auf die abgebildeten Einzelheiten, sondern auch auf die in den Legenden beschriebenen Standortbeispiele verwiesen.

a. Oberflächlicher Fraß an Laub, anderen verwesenden Resten und deren Mikrobenbesatz in der L-Schicht, Eröffnung der Blattkutikula durch die obersten Schichten bewohnende Collembolen und Oribatiden, in geringem Maße auch andere Milben und Copeognathen

Die locker gekrüllten Blätter der L-Schicht wechseln Temperatur und Feuchtigkeit wie die Luft über dem Boden. Die Entwicklung von Mikroorganismen daran wird oft unterbrochen; die Blätter bleiben lange Zeit hart und bieten Tieren nur wenig Nährstoffe. Hier leben regelmäßig größere und oft lebhaft gefärbte Collembolen mit gut ausgebildeten Augen, Antennen und Sprunggabeln. Im Gegensatz zu den meisten anderen Bodenbewohnern scheuen diese Urinsekten Tageslicht und trockene Luft nicht; ihren Wasserbedarf decken sie zum Teil am morgendlichen Tau. Es sind die Vertreter von Atmobios und teilweise auch xerophilem und mesophilem Hemiedaphon bei Gisin (1943).

Diese Collembolen fressen wenig vom Laub selbst, sondern viel mehr Bakterienschleim und Pilzhyphen an den modernden Pflanzenresten, Algenüberzüge auf Steinen und Stümpfen und den Pollen der Bäume und Sträucher, sie nagen an Pilzen, verwesenden Tierleichen, Kot usw. Aus dieser bevorzugten Nahrung entsteht eine schwärzliche, auch in sehr dünnen Schliffen und Schnitten fast homogen erscheinende Kotmasse, die in Form von Klecksen, winzigen Würsten oder Krümeln abgesetzt wird (Abb. 1 und 2; vgl. Zachariae, 1962, Abb. 4, und 1963, Abb. 1). Diese Losung wird von Mikroorganismen zunächst kaum angegriffen und bleibt darum lange erhalten. Überall findet man sie auf den Blättern, bei Krümelform oft in Aderwinkeln zusammengeschwemmt, und sogar in Kotballen von größeren Arthropoden *(d)* ist sie noch erkennbar (Abb. 6; vgl. Zachariae, 1963, Abb. 6). Allerdings erzeugen Enchytraeen *(c)* bei entsprechender Ernährung ganz ähnliche Losung, die nur anders angeordnet wird (Abb. 5; vgl. Zachariae, 1964, Abb. 2 A); sowohl auf dem Blatt als auch im Schliffpräparat sind beide Formen nicht immer zu unterscheiden.

Nur kräftigere Formen fressen auch an feuchtem Laub. Meistens beißen sie die Kutikula der morphologischen Unterseite zwischen den kleinsten Adern an, um an das weichere, verwesende Mesophyll zu gelangen. Dann enthält der Kot reichlich Zellwandsplitter; die Gerüstsubstanzen werden offenbar nicht verdaut (Abb. 3; vgl. ZACHARIAE, 1963, Abb. 2). Auch in diesem Fall ernähren sich die Collembolen zweifellos von Abbauprodukten und Mikroorganismen; aus den Untersuchungen von TÓTH (1942) geht hervor, daß ihr Darmkanal wohl nur leicht verdauliche Stoffe ver-

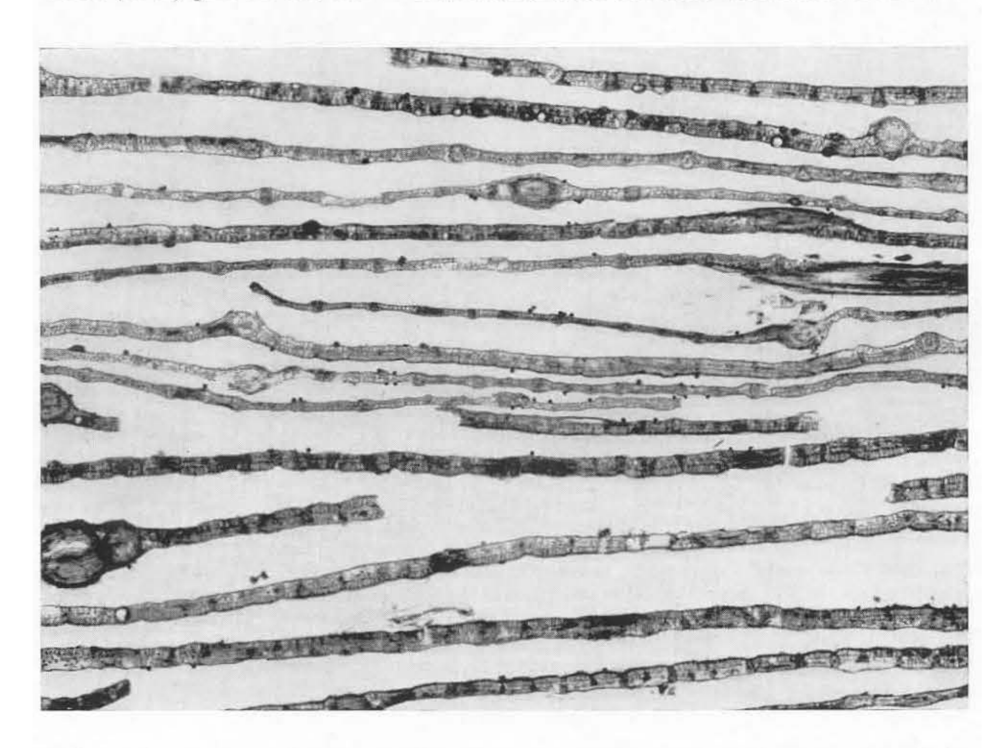


Abb. 2. Losung von größeren Collembolen *(a)* (schwarze Körnchen) an Blättern der L-Schicht. (Das lockere Laub wurde zur Probenahme zusammengedrückt.) Die Tiere haben in diesem Fall am Mikrobenbesatz von Blättern und anderen organischen Resten gefressen. — 20 : 1. — FA Ziegenberg/Vogelsberg, Steigersberg Abt. 72/7; 16. 8. 1957. — 440 m, NO-Hang; Lehm aus Basalt und Löß; zweijährige Verarbeitung; L und F an den meisten Plätzen je 1 cm, miner. H 4—6 cm, Unterboden stellenweise noch mehrere dm deutlich humos.

Vollständigste „Garnitur" an Leistungsgruppen. Die Processe *a, b, c, d, h, j, k, l* sind regelmäßig zu beobachten; die Tiere unter *g* sind überall vorhanden, und an einzelnen Stellen treten auch die Spuren von *e* und *f* stärker in Erscheinung (vgl. Abb. 1). Die Collembolen der obersten Streuschichten *(a)* sind hier besonders zahlreich; trotzdem ist der mit ihrem Kot erzeugte Humusanteil geringfügig neben der Menge, die von anderen Arthropoden *(b, d)* und Regenwürmern *(h, j)* gemeinsam gebildet wird.

werten kann. Diese Losung und auch die abfallenden Kutikulastückchen werden bald von kleineren Regenwürmern und Enchytraeen *(c)* verzehrt, wohl weil sich darauf Mikroorganismen ansiedeln; man kann sie darum nur ausnahmsweise finden und sicher ansprechen.

Solche Collembolen fehlen an keinem Standort, wenn auch Wohndichte und Aktivität je nach Ernährungsmöglichkeit und Klima wechseln. Ihre humusbiologische Bedeutung ist sehr gering (ZACHARIAE, 1963). Die mechanische Bearbeitung des Laubes

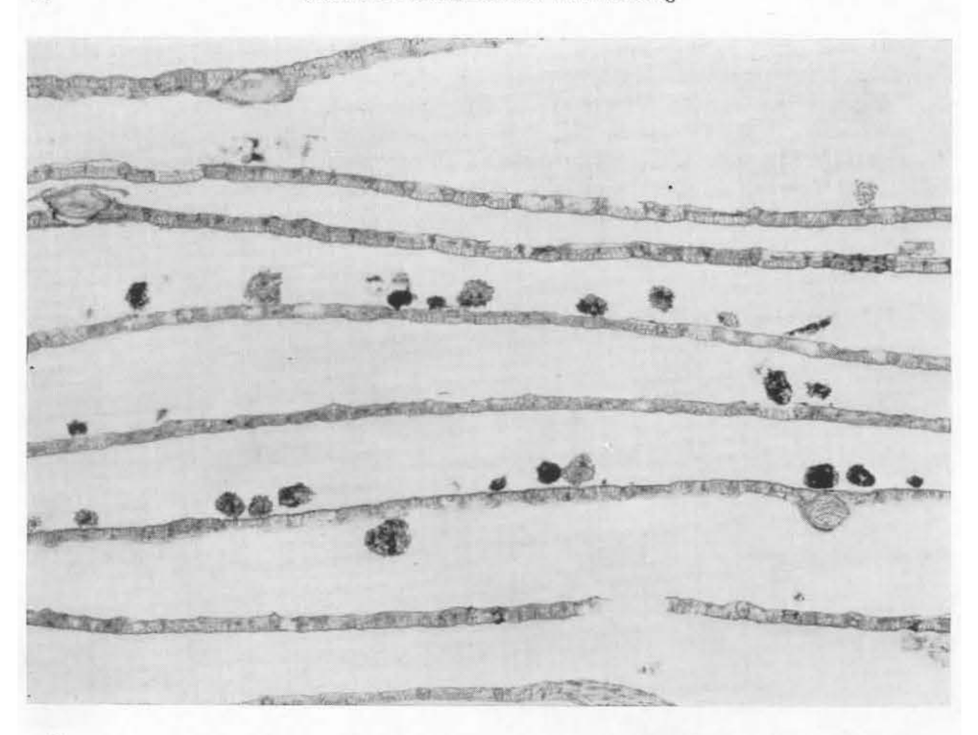


Abb. 3. Losung von größeren Collembolen *(a)* auf Blättern der L-Schicht. (Das lockere Laub wurde zur Probenahme zusammengedrückt.) Der Kot stammt im wesentlichen von Sminthuriden, welche an feuchten, mikrobiell gut vorzersetzten Blättern fraßen; er enthält darum unverdaute Gewebereste neben dunkler, amorpher Substanz. — 20 : 1. — FA Ziegenberg/Vogelsberg, Steigersberg Abt. 72/7; 28. 6. 1960. — Gleicher Standort wie Abb. 2.

Unter allen beobachteten Standorten fressen die größeren Collembolen *(a)* hier am häufigsten von der Laubsubstanz selbst; trotzdem hat diese Zerkleinerungsarbeit keine praktische Bedeutung neben der Leistung von Diplopoden und Dipterenlarven *(b, d)*.

ist nirgends spürbar; wo eine Zerkleinerung stattfindet, ist dies die Wirkung anderer Prozesse *(b, d)*. Der schwärzliche Kot geht sicher in die amorphe Humusmasse ein; seine Menge ist in jedem Fall gering gegen auf andere Weise entstandenen Humus. Über den stofflichen Wert dieser Kotmasse ist nichts bekannt.

An weiter vorzersetzten Blättern der L-Schicht erscheinen auch fast überall verschiedene Milben. Vom Mikrobenbesatz fressen kleinere Oribatiden (Mikrophytenfresser und viele Nichtspezialisten bei Schuster, 1956); auch die hier vorkommenden Uropodinen und Scutacariden ernähren sich vermutlich von Mikroben (Karg, 1963). Der blattsplitterfreie Kot dieser Milben tritt noch weniger in Erscheinung als jener der Collembolen; sie haben im Wald keine praktische Bedeutung.

Außerdem gibt es viele freilebende Oribatiden, die wirklich Blattgewebe benagen, wie schon Schuster (1956) und Wallwork (1958) bei Untersuchung der Darminhalte feststellten. Sie tun dies nur bei feuchtem Wetter oder wenn wenigstens das Laub noch weich ist. Auch sie fressen oft die Felder zwischen den kleinsten Adern der Blattunterseite aus; die Ähnlichkeit mit dem Fraßbild der Collembolen ist durch die Blattanatomie bedingt. Die Fraßspuren beider lassen die Blätter oft geradezu gesprenkelt erscheinen. Außerdem wird das weiche Gewebe auf den hervortretenden Blattrippen angenagt. Der meistens eiförmige Kot dieser Milben enthält Blattreste in feinster Zerkleinerung; er wird wohl stets bald von Mikroorganismen besiedelt und von

Oligochaeten *(c)* weiterverarbeitet. Auch die Arbeit der Milben ist für die Humusbildung im Wald quantitativ stets belanglos.

Möglich ist, daß wenigstens bestimmte Mikroorganismen leichter in das Blattinnere eindringen können, nachdem die Kutikula von Collembolen und Milben eröffnet wurde; hierzu liegen keine Untersuchungen vor. Sicher sind diese Blätter schon mikrobiell besiedelt; die Tiere befressen sie ja wegen der Mikroflora an der Epidermis und im Mesophyll.

Schließlich sei erwähnt, daß auch einige Copeognathen-Arten (Staubläuse) mit reduzierten Flügeln die Blätter in ähnlicher Weise benagen; dabei sind – wie bei den vorigen Gruppen – Mikroorganismen ihre eigentliche Nahrung. Sie haben ebenfalls keine praktische Bedeutung.

b. Blattzerkleinerung in dichteren Lagen der unteren L- und oberen F-Schicht durch Larven kleinerer, sich rasch entwickelnder Dipteren

Unter der obersten, lockeren Laubdecke liegen die noch unzerstörten Blätter dichter und verkleben miteinander; zwischen ihnen sammelt sich Regenwasser, und die Austrocknung wird durch darüber liegendes Laub verlangsamt. Weil zugleich diese Blätter noch reichlich leicht zersetzbare Stoffe enthalten, sind Besiedlungsdichte und Aktivität der Mikroflora in der unteren L- und obersten F-Schicht meistens größer als in allen anderen Schichten (F. MEYER, 1959). Auch der Vitamingehalt ist hier am höchsten (SCHMIDT und STARKEY, 1951). An günstigen Standorten wird die Streu in tieferen Bereichen durch größere Laubfresser *(d)* zerbissen; dort liegen die Blattrümmer und Kotteilchen oft sehr locker. Diese Grenzschicht enthält darum die dichtesten Blattlagen des ganzen Profils (Abb. 1). Neben gutem Nährstoffgehalt bietet sie also auch besondere mechanische und mikroklimatische Bedingungen. Sie ist bei drei- bis sechsjähriger Verarbeitung und in Sommer und Herbst am deutlichsten und bildet den Übergang von L- zu F-Schicht.

Darin leben raschwüchsige Larven von Mücken und Fliegen, die zum Teil gewisse Anpassungen aufweisen. Als solche kann man die flache Form der Larven von einigen Stratiomyiiden, Lonchopteriden und Platypeziden und der Musciden-Gattung *Fannia* verstehen; deren Borsten und Fortsätze dienen wohl nicht nur der Fortbewegung, sondern vermitteln zwischen dichtliegenden Blättern auch den beim Nagen benötigten Widerstand. Ebenso dienen die Kriechwülste, Fußstummel und Chitinhäkchen vieler Fungivoroidea. Die gleiche Bedeutung hat wohl auch die Schleimröhre vieler Sciophilidenlarven. Für verschiedene kleine Arten der Scatopsiden, Cecidomyiiden, Lycoriiden, Sciophiliden und Fungivoriden genügt die Zeit zur Entwicklung, für welche die beschriebene Schicht nach einem sommerlichen Regen feucht bleibt. Wenn die Streu austrocknet, verpuppen sie sich; bald darauf schlüpfen die Imagines aus, um sich erneut zu paaren und Eier abzulegen. Die letzte Larvengeneration ist manchmal noch unter dem Schnee oder der gefrorenen Streuoberfläche tätig; wie viele Bodentiere werden sie zwar durch Wärme gefördert, sind aber nicht darauf angewiesen.

Die kleinsten Arten und die Anfangsstadien fressen zunächst den Bakterienschleim oder Pilzhyphen auf den Blättern und dann die weichen Zellschichten der morphologischen Blattunterseite. Die gesellig lebenden Lycoriiden-, Sciophiliden- und Fungivoridenlarven können örtlich die Blätter vollständig zerstören und in braunen, schmierigen Kotbrei verwandeln (Abb. 1 und 4). Dieser enthält neben der fein zerkleinerten Blattmasse meistens stark quellende Schleimstoffe; beim Eintrocknen schwindet und verdichtet er sich darum sehr. Wenn er nach Eintrocknen noch Krümelstruktur aufweist (Abb. 4), kann er dem Kot von Enchytraeen *(e)* sehr ähnlich sein. Der Kotbrei ist anscheinend ein guter Nährboden für Mikroben und wird von Enchytraeen *(c, e)*

und Regenwürmern *(c, e, h)* gern gefressen. In günstigen Waldböden sind darum Exkremente dieser Dipterenlarven nicht in größerer Menge zu finden, obwohl sie fast überall vorkommen (s. Text zu Abb. 2, 9, 10, 14, 15 und 18–20).

Die meisten Arten leisten jeweils nur einen sehr kleinen Teil der Streuverarbeitung. Lycoriiden- und Sciophilidenlarven aber können in Massen auftreten und dann zur Zerkleinerung ebensoviel beitragen wie die bei *d* genannten Tiere. Ein reichliches

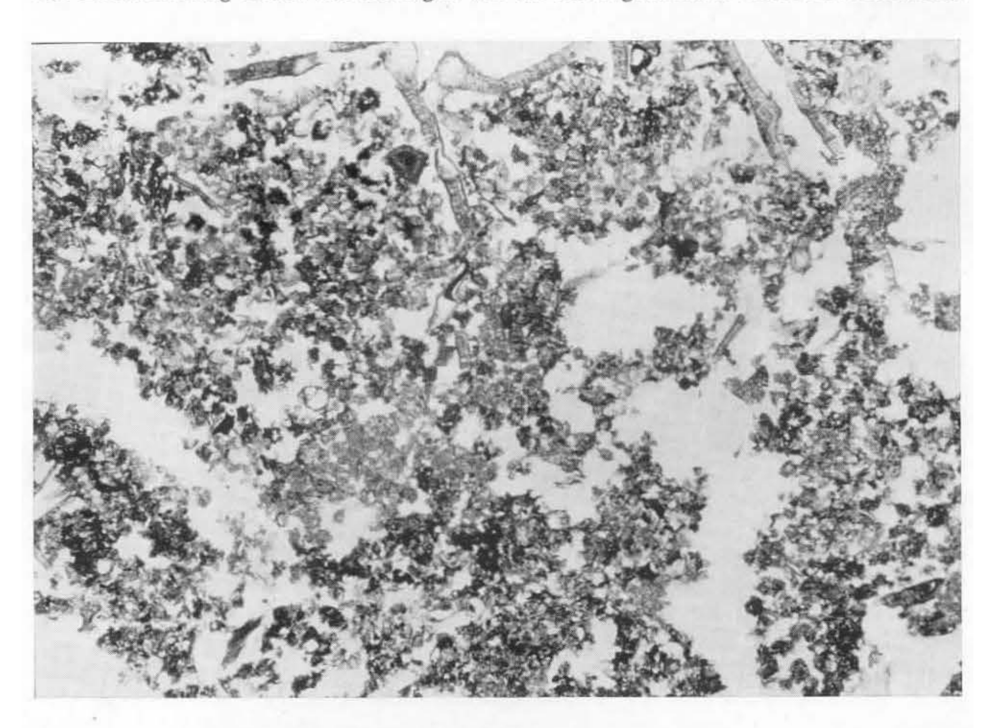


Abb. 4. Kotmasse von Lycoriidenlarven *(b)* im Grenzbereich von L- zu F-Schicht. Die einzelnen Kotteilchen bestehen aus Blattresten von etwa gleicher Bißgröße. — 20 : 1. — FA Buchenau/Bayer. Wald, Im Gränk Abt. V/1 b; 1. 6. 1961. — 1155 m, fast eben; sandiger Lehm aus Granit; fünfzehn- bis zwanzigjährige Verarbeitung; L 2—3 cm, F 3—4 cm, organ. H 1—2 cm, Bleichsandschicht 1—2 cm.

Die kleinen Dipterenlarven *(b)* leisten allein, wenn auch langsam, die Laubzerkleinerung. Weil weitere Prozesse kaum noch wirksam sind, sammelt sich ihr Kot und liefert — unvollständig zersetzt — die Hauptmasse der organischen H-Schicht. Die spärlich vertretenen Oligochaeten *(c, e)* können diese Entwicklung nicht verhindern.

Nahrungsangebot können sie schnell durch starke Vermehrung nutzen. Besonders bei Standorten mit vier- bis sechsjähriger Verarbeitung bleibt nach einem Sommer, dessen Witterung die Aktivität der größeren Arthropoden *(d)* hemmte, reichlich mikrobiell vorbereitetes Laub übrig. Bei warm-feuchtem Wetter im folgenden Frühsommer wird dieses dann oft in wenigen Wochen von den Mückenlarven zerkleinert. Diese Tiere haben also erhebliche humusbiologische Bedeutung, indem sie Rückstände aufarbeiten, gute Bedingungen für die Mikrobentätigkeit schaffen (vgl. *d)* und so auch die Aktivität der Regenwürmer und Enchytraeen *(c, e, h)* fördern (s. Text zu Abb. 9 und 18).

Als Besonderheit können hier noch die Larven einiger Lauxaniiden genannt werden, die in modernden Blättern der oberen Streuschichten minieren (Hering, 1951, S. 326). Ihr Fraßraum hat keine charakteristische Form; in dichtliegendem Laub wird auch manchmal die Epi-

dermis des Einzelblattes durchbrochen. Hier handelt es sich darum nicht um „Minen" im phytopathologischen Sinn (HERING, 1951, S. 3 ff.). Sie haben keine humusbiologische Bedeutung.

Die zum Massenauftreten fähigen Arten fehlen in nährstoffarmen Auflagen und bei sommerkühlem Klima; dort ist ihre schnelle Entwicklung wohl nicht möglich. Andererseits können sie eine beherrschende Rolle spielen, wo größere Arthropoden *(d)* trotz ausreichender Nährstoffwerte fehlen, z. B. wo die warme Jahreszeit sehr kurz ist oder häufige Trockenperioden das Bodenleben unterbrechen. Dann übernehmen diese raschwüchsigen Larven die Laubzerkleinerung allein (Abb. 4; s. auch Text zu Abb. 10). In schneereichen Gebirgslagen, wo die Streu im Winter fest zusammengepreßt wird und der Sommer sehr kurz ist, können sie einseitig stark begünstigt werden. Es gibt unter so extremem Klima Fälle, wo auch anspruchslose Regenwurm- und Enchytraeenarten *(c, e)* so schwach vertreten sind, daß sie den Larvenkot nicht aufarbeiten können. Dort lagert er sich – zusammen mit unzerfressenen Blattresten – in dicker Schicht ab, versauert und verpilzt (Abb. 4); es stellen sich alle forstökologisch schlechten Eigenschaften ein, die starke Auflagen mit stockender Zersetzung haben (vgl. Text zu Abb. 5, 7, 10, 12 und 15). Die Blattmasse ist ja nur mechanisch zerkleinert, aber stofflich kaum weiter abgebaut. Wohl könnte man bei Dipterenlarven einen gewissen Aufschluß durch symbiontische Darmbakterien erwarten (DUNGER, 1963); dieser ist aber offenbar belanglos. Entscheidend ist die Aktivität der Bodenmikroflora, die in diesem Fall gehemmt ist.

c. *Verarbeitung von Mikrobenbesatz und modernden organischen Resten in L- und oberer F-Schicht, Umwandlung in schwärzlichen, fast homogenen Kot durch Enchytraeen und Dendrobaena-Arten*

Zwischen den Blättern der L- und oberen F-Schicht, soweit sie erst wenig zerstört sind und dicht zusammenliegen, findet man bei Feuchtigkeit stets die kleinen Regenwürmer der Gattung *Dendrobaena*, besonders *D. octaedra* (Sav.), *D. rubida* (Sav.) und *D. tenuis* (Eis.), seltener *D. subrubicunda* (Eis.), und ihre kleineren Verwandten, die Enchytraeen. Die größten Enchytraeen des Waldbodens leben hier; daneben sind aber auch kleinere Arten und Jungtiere vertreten. Die gleichen sind beim Prozeß *e* und die meisten auch bei *k* beteiligt; die richtige Zuordnung aller Arten bleibt einer Spezialarbeit vorbehalten. Neben Arten, die je nach Witterung in allen Schichten auftreten, gibt es anscheinend auch solche, die bestimmte Bereiche bevorzugen (O'CONNOR, 1957; SPRINGETT, 1963).

Diese Oligochaeten fressen hier verwesenden Pollen und aufgewehten Staub, vor allem aber Mikroorganismen und den Schleimfilm auf den Blättern. Wie unter *b* erwähnt, ist die dichte Blattlage der L/F-Grenze besonders mikrobenreich. Viele Enchytraeen können mit den Schableisten oder Zähnen im Mund, vielleicht unterstützt durch das Sekret der sogenannten Speicheldrüsen (JEGEN, 1920), auch erweichtes Blattgewebe ablösen. Weiter verzehren sie durch Trocknung abgesprungene oder von Collembolen und Milben *(a)* losgelöste Kutikulastückchen und modernden Kot aus den Prozessen *a* und *b;* als regelmäßige Leistung wird letzteres unter *e* besprochen.

In diesem obersten von ihnen bewohnten Bereich hinterlassen die Würmer schwarzen, fast homogenen Kot; er geht vorwiegend aus Mikroben und Schleimstoffen hervor und enthält wenig Gewebereste. Bei den Enchytraeen ähneln diese Exkremente oft sehr der Losung der die obersten Schichten bewohnenden Collembolen *(a)* und sind wie jene sehr beständig; sie können über die Blätter verstreut (Abb. 5) oder längs der Kriechspur in Linien angeordnet sein (Abb. 20; vgl. ZACHARIAE, 1964, Abb. 2 A). Auch *Dendrobaena* erzeugt solchen Kot, der in größeren, unregelmäßigen

Häufchen abgesetzt wird und meistens leicht zu erkennen ist (Abb. 1, 5 und 20). Sowohl Regenwürmer als auch Enchytraeen bauen aus ihren Exkrementen häufig charakteristische Röhren zwischen dichtliegenden Blättern, in welche sie nach der Nahrungssuche zurückkehren (Abb. 1 und 20); dort sind sie an warmen Tagen vor Austrocknung und im Spätherbst vor Nachtfrösten geschützt.

Soweit der Kot noch Substanzen enthält, an denen sich genügend Mikroorganismen entwickeln, können ihn die gleichen Tiere nach weiterer Verwesung nochmals

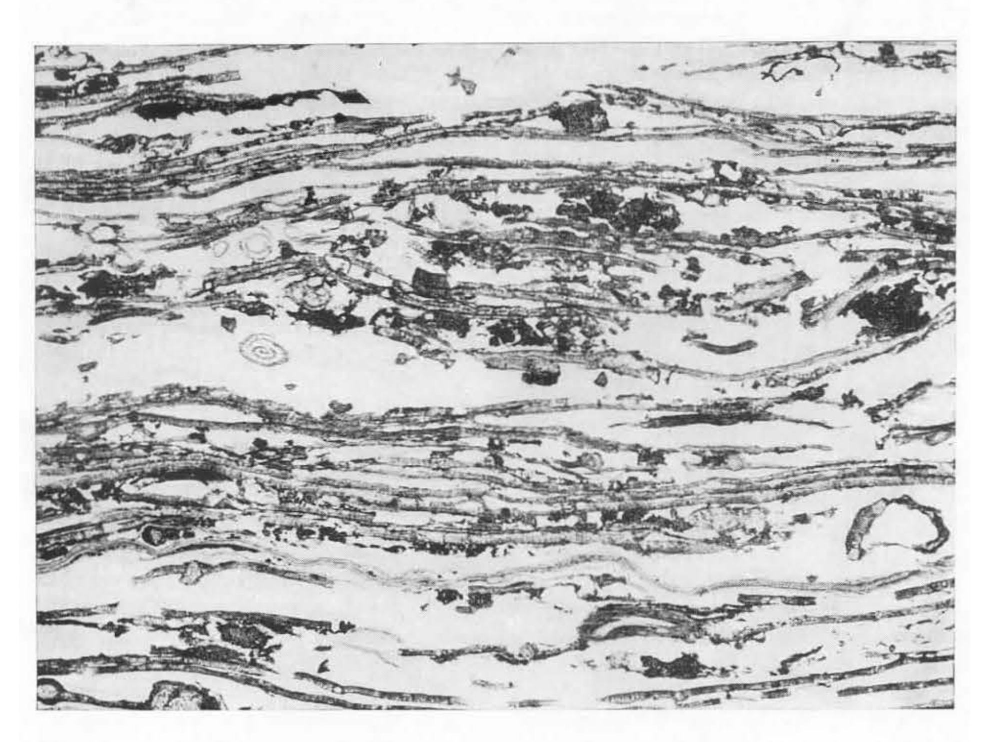


Abb. 5. Exkremente von Enchytraeen und *Dendrobaena octaedra* (Sav.) *(c)* (kleine und größere schwarze Massen) in der mittleren F-Schicht. Die Würmer haben von Mikrobenbesatz und modernden organischen Resten auf den Blättern gefressen. — 12 : 1. — FA Hamburg, Hausbruch Abt. 48; 11. 4. 1959. — 30 m, flacher O-Hang; periglazialer Schmelzwassersand; vierzig- bis sechzigjährige Verarbeitung; L 3—4 cm, F 4—6 cm, organ. H 4—6 cm, Bleichsandschicht 4—10 cm.

Eine nennenswerte Laubzerkleinerung findet nicht statt; nur Oribatiden *(f)* sind stellenweise tätig. Da auch alle anderen Verarbeitungsprozesse praktisch fehlen, entsteht die organische H-Schicht aus unvollständig zersetzten Blättern, zwischen denen sich dieser Kot von Enchytraeen und kleinen Regenwürmern *(c)* und von Milben *(f)* anreichert.

aufnehmen. Kleine, den Blättern anhaftende schwarze Kotteilchen werden später von den größeren Arthropoden *(d)* mitgefressen und erscheinen sogar in deren Losung wieder (Abb. 6; vgl. auch *a)*. Größere Exkremente umgehen jene aber; diese fallen in der F-Schicht nach unten und werden schließlich mit dem übrigen organischen Material durch große Regenwürmer *(h)* in die H-Schicht eingearbeitet.

Diese kleinen Würmer sind in allen Waldböden vertreten. Die *Dendrobaena*-Arten und viele Enchytraeen sind so anspruchslos, daß sie auch in sehr nährstoffarmer Streu vorkommen. Trockenheit schadet ihnen (NIELSEN, 1955 a, b); in leicht austrocknenden Waldstandorten können sie sich aber offenbar immer in genügend feuchte Schichten

retten. Sie sind noch bei 0–2 ° C aktiv und zur Fortpflanzung, manche sogar zur Entwicklung fähig (TRAPPMANN, 1954); darum sind sie oft unter dem Schnee und, wenn sich zwischen dem Laub noch Eis befindet, tätig. Bei warmem, feuchtem Sommerwetter vermehren sie sich rasch. *D. octaedra* soll sich parthenogenetisch fortpflanzen können (BALTZER, 1956); daß die Enchytraeen dann auf die Ausbildung von Kokons verzichten (JEGEN, 1920), ist nach den Untersuchungen von TRAPPMANN (1954) und CHRISTENSEN (1956) unwahrscheinlich. Im Gegensatz zu anderen Regenwurmarten *(h, j)* brauchen die hier genannten keinen Zugang zum Mineralboden, nehmen aber Mineralkörner und -staub von den Blättern auf; Gleiches gilt für die Enchytraeen. Die Würmer leben auch an Standorten mit mächtigen, stark sauren Auflagen, wo der Wirkungsbereich dieses Prozesses weit in die F-Schicht hineinreichen kann (Abb. 5). Weil die Pflanzenreste dort jahre- oder gar jahrzehntelang unvollständig zersetzt bleiben, kann sich auch bei geringer Leistung der Population ihr Kot in beträchtlicher Menge anreichern (Abb. 5).

Vermutlich ist diese schwarze, wenig charakteristisch geformte Kotmasse zwischen den Blattresten gemeint, wenn KUBIENA (1953, S. 42) beim Auflagetorf „schwärzlichbraune, peptisierte, koprogene Humusmassen" erwähnt, welche die Pflanzenreste verkleben. Diese wurden zunächst irrtümlich als „verschlämmbarer" Anteil von Arthropodenlosung aufgefaßt.

An der Zerkleinerung der Blattreste, der Vermischung mit Mineralerde und der Ausbildung von Bodenstrukturen hat dieser Prozeß also keinen Anteil (ZACHARIAE, 1964). Die auffällig beständige, schwarze Kotform geht sicher größtenteils in die amorphe Humusmasse ein. Sie ist in jedem Fall mehr als der schwarze Kot der Collembolen *(a)*, an günstigen Standorten aber immer noch wenig gegen die Humusmenge, die gemeinsam von Arthropoden *(b, d)* und den in der H-Schicht tätigen Regenwürmern *(h, j)* und Enchytraeen *(k)* gebildet wird. Wenn aber in Auflagen mit langsamer Zersetzung außer diesem Prozeß höchstens noch streufressende Milben *(f)* wirksam sind, dann stellt dieser Kot manchmal einen erheblichen Teil des strukturlosen Humus dar (Abb. 5; s. auch Text zu Abb. 12). Über den stofflichen Wert dieser Masse ist nichts bekannt.

d. Zerkleinerung der Blätter in der F-Schicht durch kräftigere Arthropoden, in geringem Maße auch Schnecken

In der F-Schicht ist das Laub älter als darüber und darum schon stärker zersetzt und bei feuchtem Wetter weicher. Das C/N-Verhältnis ist enger geworden, weil mit dem Regen und organischen Resten vom Kronendach Stickstoffverbindungen zugeführt wurden; bei schwerer zersetzlicher Streu scheint das eine große Rolle zu spielen, während die mikrobielle Assimilation von Luftstickstoff unbedeutend ist (RÜHL, 1957; SAITÔ, 1957; GILBERT und BOCOCK, 1960; BOCOCK, 1963; HÜSER, 1963). Die erhaltenen Blätter sind deshalb immer noch ein günstiges Substrat für eine reichliche Mikrobenbesiedlung (vgl. *b)*; den Tieren bieten sie damit genügend Eiweiß, Phosphatide und Vitamine. Die aufliegende L-Schicht schützt vor Nachtkälte, rascher Verdunstung und Zugluft. Besonders in solchen Beständen Norddeutschlands, die einer vorherrschenden Windrichtung exponiert sind, ordnen sich die Blätter der Streuoberfläche schuppenartig und lassen zum Wind hin kaum Lücken offen. Dies und das große Quellvermögen der modernden Pflanzenreste sichern hier für lange Zeit ausreichende Feuchtigkeit. Schließlich bieten die Blattlagen darüber auch Schutz vor Regentropfen; anscheinend sind besonders Tipulidenlarven und einige Diplopoden dagegen sehr empfindlich.

Alle diese Eigenarten der F-Schicht begünstigen Tiere, die größere Ansprüche an

Mikroklima und Nahrung stellen, vor allem Asseln, Diplopoden (streufressende Tausendfüßler) und Larven von Zweiflüglern, wie Tipuliden und Bibioniden; auch einzelne Arten der Limnobiiden und Rhagioniden können hierher gezählt werden. Sie alle fressen feuchte, erweichte Blätter; ihre verschiedenartige Losung ist ein charakteristischer Bestandteil der F-Schicht (Abb. 1 und 20). Wenn die F-Schicht austrocknet, ziehen sie sich in den Boden zurück; die mehrjährigen Arten überwintern auch in der Erde.

Durch diesen häufigen Ortswechsel und längere Entwicklungszeit unterscheiden sich die größeren Dipterenlarven dieser Schicht von den für den Prozeß *b* typischen

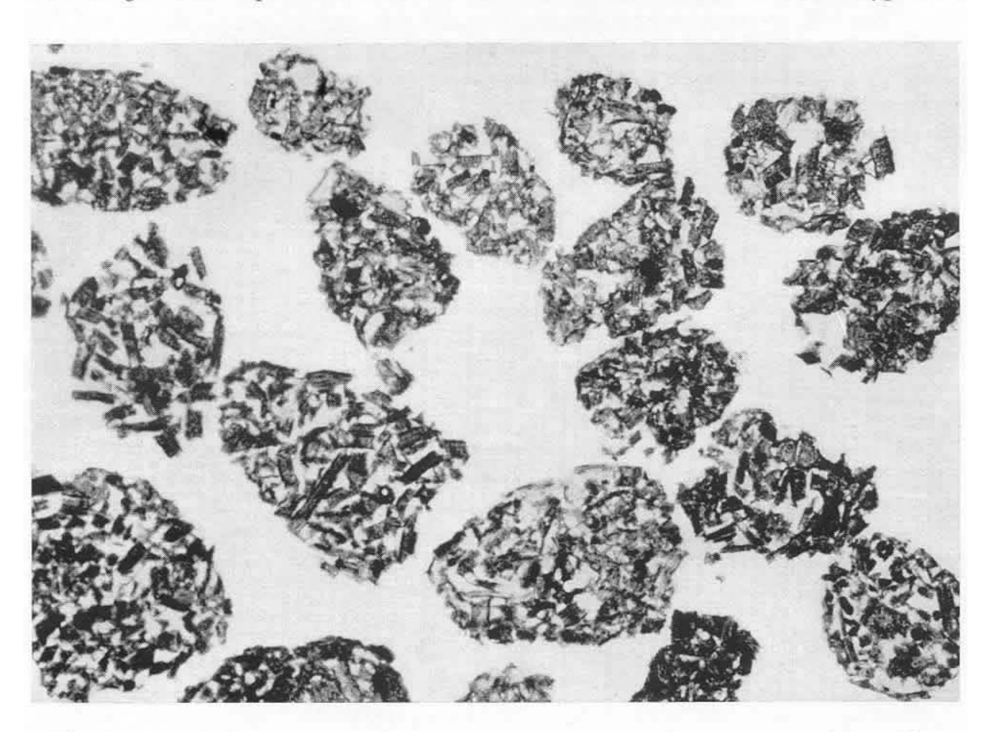


Abb. 6. Kotballen von *Glomeris conspera* Koch (d) in der F-Schicht. Das Tier hat Laub gefressen und deutlich erkennbare Blattstückchen von gleicher Bißgröße wieder ausgeschieden. Die schwarzen Teilchen sind erhalten gebliebener Kot von Collembolen *(a)* oder Enchytraeen *(c)* (vgl. Abb. 2 und 5). — 20 : 1. — FA Ziegenberg/Vogelsberg, Steigersberg Abt. 72/7; 4. 8. 1957. — Gleicher Standort wie Abb. 2.

Die Diplopoden *(d)* leisten hier einen sehr erheblichen Teil der Streuzerkleinerung neben Bibioniden- und Tipulidenlarven *(d)* und den kleineren Dipterenlarven *(b)*.

Formen. Gewiß kommen Larven von Lycoriiden, Sciophiliden, Fungivoriden und anderen kleinen Dipteren *(b)* auch in der F-Schicht vor, wenn die Blattreste enger liegen und ihnen genügend Halt und Feuchtigkeit bieten. Andererseits brauchen die Bibionidenlarven offenbar auch noch einen Widerstand; sie finden in dichtliegendem Laub, das sie gesellig nach allen Richtungen ausfressen, auch nach Verzehren der Parenchymteile Halt im Adergerüst. Nur wo dies möglich ist, treten sie in Massen auf; vielleicht ist ihr häufiges Erscheinen in Winter und Vorfrühling dadurch bedingt, daß die Winterniederschläge die Streu zusammendrückten. Die an diesem Prozeß beteiligten Tierformen lassen sich also nicht scharf abgrenzen. Ihre typischsten und wichtigsten Vertreter aber sind nicht auf die dichte Lagerung der Pflanzenreste angewiesen: Die

Tipulidenlarven ziehen die Mandibeln mit dem erfaßten Blatt zurück, so daß der Bissen zwischen den faltig vorquellenden Körpersegmenten abreißt; Diplopoden und Asseln umklammern das befressene Stück mit den Beinen. Dies ist wichtig, weil in der F-Schicht die Blattstücke oft lockerer liegen als im Grenzbereich zur L-Schicht (vgl. *b*).

Nach der Leistungsfähigkeit der Tiere könnte man diese Gruppe noch weiter unterteilen. Die kleinsten Arten und Jungtiere der anderen fressen das weichere Gewebe an der morphologischen Blattunterseite zusammen mit dem anhaftenden Mikrobenfilm. Kräftigere Arten nagen das ganze Blattparenchym zwischen den Adern heraus und hinterlassen so ein feines oder gröberes Skelett (Abb. 20), während die größ-

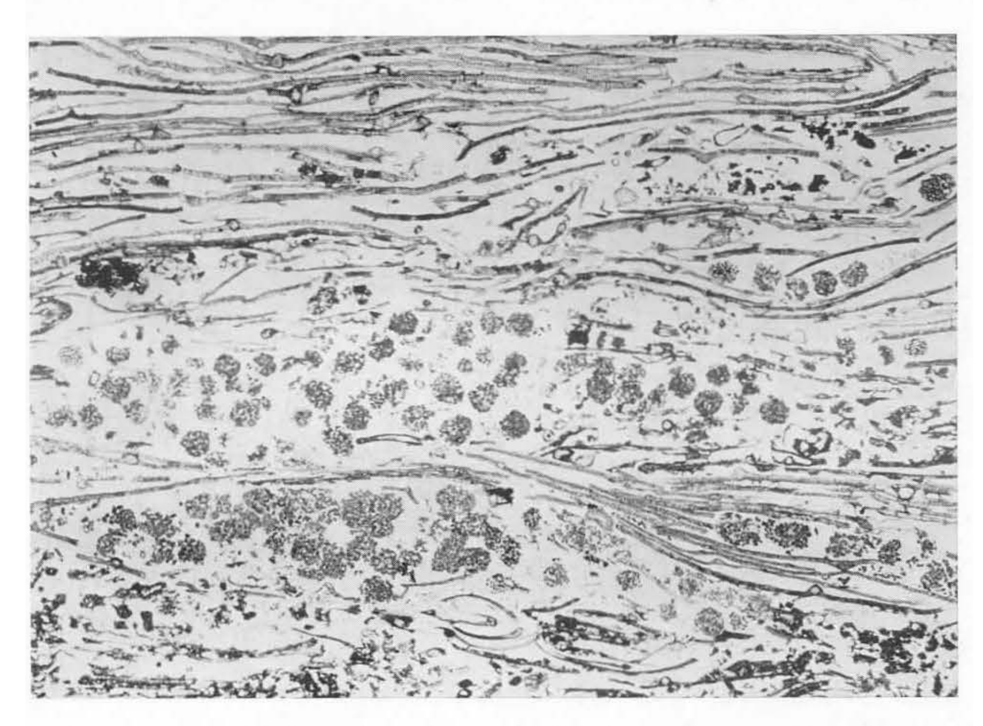


Abb. 7. Losung von *Polydesmus denticulatus* Koch *(d)* in der mittleren F-Schicht, in der Mitte frisch, unten stärker zerfallen. Die Kotballen bestehen aus locker zusammengepreßten Blattstückchen. — 6 : 1. — FA Barlohe/Mittelholstein, Haale Abt. 249 b; 6. 10. 1961. — 25 m, stark feuchte Uferböschung in ebenem Gelände; sandiger Lehm aus glazialem Geschiebe, übersandet; fünfzehn- bis zwanzigjährige Verarbeitung; L 2—3 cm, F 3—4 cm, organ. H 2—4 cm, Bleichsandschicht 5—8 cm.

Die langsam fortschreitende und unvollständige Zerkleinerung leistet *Polydesmus (d)* hier fast allein. An Oligochaeten sind nur streubewohnende Arten *(c)* vorhanden, in einzelnen Blattpaketen leben minierende Milben *(f)*; weitere Prozesse fehlen. Darum sammelt sich der Diplopodenkot zusammen mit unzerkleinerten Blattresten in großer Menge an und geht in die organische H-Schicht ein.

ten Tiere das Laub vollständig zerbeißen. Die Blattrümmer im Kot der größten Arten können verschiedenen kleinen Dipterenlarven nochmals zur Nahrung dienen; dies hat kaum quantitative Bedeutung und sei darum nicht näher erörtert. Auch in der Auswahl der Nahrung bestehen Unterschiede. Die großen Diplopoden, wie Glomeriden und die großen Juliden, befressen schon F-Blätter, die noch verhältnismäßig hart und wenig vorzersetzt sind. Polydesmiden brauchen dagegen weicheres und vor allem feuchtes Laub; im Gegensatz zu den meisten anderen Streufressern liebt *P. denticu-*

latus Koch verpilzte Blattlagen. Asseln und Bibionidenlarven scheinen etwas stärker bakteriell modernde Stücke zu verlangen, während Tipulidenlarven deutlich die Blattreste bevorzugen, die am besten mikrobiell aufgeschlossen sind. Entsprechend sind die Blattrümmer in Juliden- und Glomeridenlosung (Abb. 6) weniger verändert als in der von Tipulidenlarven (Abb. 9).

Viele Tierformen kann man an ihren Kotballen erkennen, wenn diese sauber geprägt sind. Oft ist ihre Gestalt allerdings undeutlich oder wird bald zerstört. Auch die Gefahr der Verwechslung mit anderen Tiergruppen ist groß. Zerfallender Kot von Bibioniden- und anderen Dipterenlarven ist der Enchytraeenlosung bei *e* ähnlich,

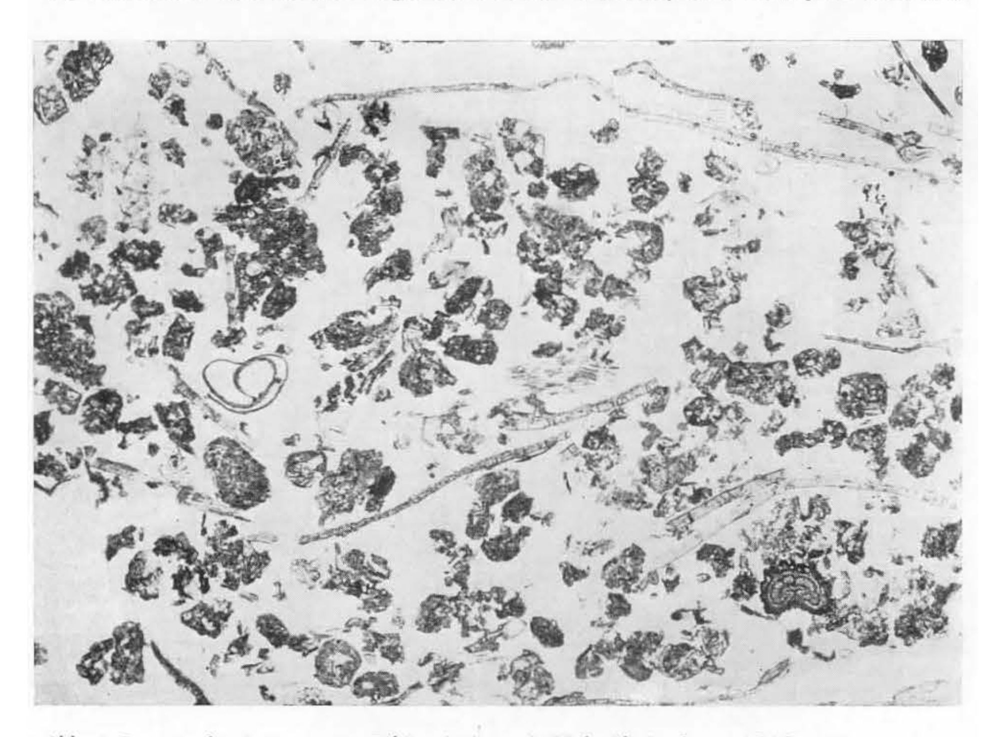


Abb. 8. Losung der Larven von *Bibio nigriventris* Hal. *(d)* in der F-Schicht. Die etwas unregelmäßig geformten und leicht zerfallenden Kotballen bestehen aus fein zerkleinertem Blattgewebe. — 12:1. — FA Ziegenberg/Vogelsberg, Steigersberg Abt. 72/7; 9. 4. 1961. — Gleicher Standort wie Abb. 2.

Diese Larven *(d)* treten örtlich in Massen auf und übernehmen die Streuverarbeitung besonders an Stellen mit stärkerer Laubeinwehung. Sie leisten einen spürbaren Anteil der Zerkleinerung neben Diplopoden und Tipulidenlarven *(d)* und den kleineren Dipterenlarven *(b)*.

und die Losung von Tipulidenlarven ist von der kleiner Regenwürmer *(e)* schwer zu unterscheiden. In den Exkrementen erkennt man meistens die Blattsplitter mit deutlicher Zellstruktur und oft scharfen Kanten (Abb. 6 und 9; vgl. auch ZACHARIAE, 1963, Abb. 6). Diese Arthropoden verdauen wahrscheinlich nur einen Teil der aufgenommenen Mikroben und von diesen erzeugte Abbauprodukte; sie selbst verändern die pflanzliche Gerüstsubstanz kaum (FORSSLUND, 1943; SCHALLER, 1950; VAN DER DRIFT, 1949, 1951; GERE, 1956; DUNGER, 1958 b; VAN DER DRIFT und WITKAMP, 1960). Bei Dipterenlarven kann ein etwas stärkerer chemischer Aufschluß durch Darmsymbionten vermutet werden (STEBAEV, 1958; PRIESNER, 1961; d'AGUILAR und BESSARD, 1963; DUNGER, 1963).

Das Schicksal der Zellulose polarisationsoptisch zu verfolgen, wie KUBIENA (1941 a, b, 1943 b; s. auch FRANZ, 1943) vorschlug, ist hier allerdings meistens unmöglich. Schon im unzerfressenen F-Laub ist die Zellulose – wenn überhaupt noch vorhanden – so verändert, daß sie optisch nicht mehr nachweisbar ist. Das gelingt wohl, wenn die Tiere im Laboratorium wenig vorzersetztes Laub fressen müssen. Im Wald beschränken sie sich aber auf moderndes Material der F-Schicht, wie sie es auch in Wahlversuchen bevorzugen (SCHMIDT, 1952; DUNGER, 1958 a; BIWER, 1961; D'AGUILAR und BESSARD, 1963).

Nach FRANZ (1943) und FRANZ und LEITENBERGER (1948) sollen zwar in solchen Arthropoden Huminstoffe neu gebildet werden. Die Versuchsanstellung trennte aber nicht die Wirkung von Tieren und die von Mikroorganismen außerhalb des Tierdarms; offenbar erzeugten letztere die azetylbromid-unlösliche Substanz. DUNGER (1958 b, 1960, 1963) und KURČEVA



Abb. 9. Losungsballen einer Tipulidenlarve *(d)* in der mineralischen H-Schicht. (Die Sandkörner wurden durch schräge Beleuchtung sichtbar gemacht.) Die Larve hat am Laub der F-Schicht gefressen und, mit dem Hinterende im Mineralboden steckend, ihren Kot dort unten abgesetzt. — 12 : 1. — FV Panker/Ostholstein, Strezer Berg Abt. 12a; 6. 4. 1962. — 95 m, fast eben; sandiger Lehm aus glazialem Geschiebe; drei- bis fünfjährige Verarbeitung; L 2 cm, F 2—3 cm, organ. H 0,5—1 cm, miner. H 2—3 cm mit Bleichsandkörnern.

Kleine Dipterenlarven *(b)* treten nur in einzelnen Jahren stärker auf; die Zerkleinerung wird sonst vorwiegend von Tipulidenlarven *(d)* geleistet. Den Arthropodenkot in der F-Schicht übernehmen *Dendrobaena* und Enchytraeen *(e)*, deren Losung die organische H-Schicht bildet. Diese und die schon von den Tipulidenlarven in den Boden gebrachte organische Substanz wird durch *Lumbricus rubellus* Hoffm. *(h)* und Enchytraeen *(k)* weiterverarbeitet. In der mineralischen H-Schicht liegt die humose Masse als Enchytraeenlosung zwischen den Sandkörnern vor.

(1960) stellten nach gründlicher Untersuchung mit modernen Methoden fest, daß Huminstoffe im Darm der Arthropoden bei stickstoffreicher Streu in geringfügiger Menge, bei Eiche und Rotbuche praktisch überhaupt nicht gebildet werden. Durch Förderung der Mikrobentätigkeit begünstigen diese Tiere vielleicht die Huminstoffbildung; diese könnte dann auch im Kot – außerhalb des Tierdarms – erfolgen.

Kleine, an den Blättern haftende Mineralkörnchen werden von allen Tieren mitgefressen. Diplopoden nehmen gelegentlich Erde auf, um sich Gänge nach unten,

Häutungs- und Brutkammern zu schaffen oder – bei den Glomeriden – ihre Gelege damit zu umgeben. Auch wenn die Diplopoden bei Trockenheit tiefer in der Erde nach Pflanzenresten suchen müssen, fressen sie viel Mineralsubstanz mit. Die so bewirkte Vermengung von organischer und Mineralsubstanz bleibt stets geringfügig; wo eine solche in nennenswertem Maße stattfindet, sorgen andere Vorgänge dafür *(h, l)*. Nur die Tipulidenlarven tragen wirksam zur Durchmischung bei. In Flächen mit vier- bis achtjähriger Verarbeitung, wo sie am häufigsten vorkommen, stecken sie oft schräg in der mineralischen H-Schicht und ziehen sich auch bei Wärme und Trockenheit schnell in deren obersten Bereich zurück. Während sie von dort her die Blattreste der F-Schicht befressen, koten sie manchmal bis 1 cm unter der eigentlichen Bodenoberfläche (Abb. 9). Wo Tipulidenlarven reichlich sind, kann diese Verlagerung viel bedeutender sein als der Beitrag der Regenwürmer *(h, j)* zur Durchmischung. Auch in stärkeren Auflagen befindet sich die Losung meistens tiefer als die Schicht, in welcher die Larven Nahrung finden. Übrigens werden die Tipulidenlarven wegen dieses Verhaltens leicht übersehen, so daß ein flüchtiger Beobachter ihre Bedeutung unterschätzt.

Neben dieser Sonderleistung besteht die große Bedeutung der ganzen Gruppe in der Zerkleinerung der Streu; damit wird deren Wasserkapazität erhöht und für die Mikroflora eine vielfach vergrößerte Angriffsfläche geschaffen. Den verstärkten mikrobiellen Abbau konnten VAN DER DRIFT und WITKAMP (1960) bei Losung von *Enoicyla pusilla* Burm. und BIWER (1961) bei Asselkot nachweisen. Der an Mikroben reiche Kotbrei wird von Regenwürmern und Enchytraeen *(e, h)* als Nahrung begehrt und darum gleichmäßig weiterverarbeitet. Nur an Standorten, wo die erdbewohnenden Würmer *(h, k)* – wegen Nährstoffarmut oder ungünstigen Bodeneigenarten – fehlen, bleibt die morphologische Verarbeitung auf dieser Stufe stehen (Abb. 7). Der Arthropodenkot reichert sich dann an, verpilzt meistens und geht schließlich als unkenntliche Substanz in die organische H-Schicht ein. Im Extremfall entstehen mächtige Auflagen mit allen sie kennzeichnenden ungünstigen Eigenschaften. Deren organische H-Schicht unterscheidet sich nicht wesentlich von solchen aus kaum zerkleinerten Blattresten (s. Text zu Abb. 5 und 12). Offenbar versagt hier die Mikroflora, obwohl die Streumasse weitgehend zerkleinert ist (vgl. Text zu Abb. 4, 10 und 15).

Auch in der unteren F-Schicht von besseren Flächen befindet sich häufig, besonders im Spätsommer und Herbst, eine Schicht von zerfallener Arthropodenlosung, Blattrümmern und Aderresten. Nach der anfangs zitierten Definition wäre diese schon zum Teil Humus, obwohl sie von Regenwürmern und Enchytraeen *(e, h, k)* weiterverarbeitet und infolge mikrobiellen Abbaus „noch strukturloser“ wird. Es hängt vom mechanischen Zerkleinerungsgrad und von der angewendeten Mikroskop-Vergrößerung ab, ob man noch Gewebestrukturen erkennt. Die Unschärfe der Definition in diesem Fall ist kein Mangel, vor allem hier, wo mehr von der Humusbildung als von deren Endergebnis die Rede ist. Wirklich ist jenes Material schon Nährsubstrat für Kräuter und die Mykorrhizawurzeln der Buchen. Aus ihm entsteht in Flächen mit vier- bis achtjähriger Verarbeitung und schwacher Oligochaetentätigkeit die organische H-Schicht, die über einer mineralischen H-Schicht mehr oder weniger deutlich ausgebildet ist. Schlechtere Bedingungen führen zu dem oben erwähnten Extremzustand.

Selten sind viele Tierarten gleichzeitig spürbar an der Zerkleinerung beteiligt. Das gilt am ehesten für den Standort der Beispiele Abb. 1–3, 6, 8 und 16. Immerhin haben hier und noch mehr in benachbarten Flächen (s. Text zu Abb. 20) die Glomeriden und größeren Juliden ein leichtes Übergewicht, offenbar begünstigt durch nährstoffreiche Streu und warmes, an Feuchteperioden reiches Sommerklima. Auch Bibionidenlarven stellen anscheinend größere Ansprüche an die Nahrung. Bei geringerem Nährstoffangebot und besonders, wo die Aktivitätszeit durch Trockenheit oder langen Winter eingeschränkt wird, leisten diese Arbeit häufig fast allein Tipulidenlarven (s. Text zu Abb. 9, 11 und 18), die auch im Winter bei 1 bis 2 °C aktiv sind. Auch *Polydesmus*-Arten können die vorherrschenden Zerkleinerer sein (Abb. 7). Anscheinend werden sie durch anhaltend feuchtes Mikroklima begünstigt, wobei die Tempe-

raturen niedrig bleiben können; im Gegensatz zu den anderen größeren Diplopoden leben sie auch in stärker verpilzten Auflagen. Dagegen konnte kein Fall gefunden werden, in dem Asseln den Hauptanteil an der Streuzerkleinerung haben. Anscheinend verhalten sie sich im Buchenwald ähnlich wie in den Nahrungswahlversuchen von BIWER (1961); sie fressen wohl an vorzersetzten Blättern der F-Schicht, suchen daneben aber nach geeigneteren Resten von Kräutern und Sträuchern. Ihre Wohndichte hängt neben dem Mikroklima anscheinend auch vom Angebot solcher Nahrung ab. BRERETON (1957) stellte in England fest, daß mehrere Arten des Laubwaldes weniger die Streu, sondern vorwiegend Stümpfe, Stämme und sogar die Baumkronen bewohnen; dort fressen sie offenbar Algen. Alle anderen Streufresser der F-Schicht tragen zu diesem Prozeß noch weniger bei und haben keine praktische Bedeutung.

Schließlich gibt es Waldböden, in denen so gut wie keine Spuren dieses Prozesses sichtbar sind. Meistens sind dies Standorte, wo den Tieren wegen Nährstoffarmut und einseitiger Verpilzung (s. Text zu Abb. 5 und 12) oder wegen ungünstigen Klimas (s. Text zu Abb. 4 und 10) keine spürbare Aktivität möglich ist. Sie können aber auch bei bestem Waldbodenzustand fehlen, wenn wegen zu rascher Verarbeitung keine schützende Streudecke entsteht und die großen Regenwürmer *(h)* zu Nahrungskonkurrenten werden (s. Text zu Abb. 13 und 17).

Zu den Laubzerkleinerern sind außerdem noch zahlreiche Tiere zu rechnen, deren Leistung kaum ins Gewicht fällt. FRÖMMING (1958 a) schätzt, daß in Mitteleuropa etwa hundert Landschneckenarten saprophag leben. In Versuchen (LINDQUIST, 1941; FRÖMMING, 1956, 1958 a, b) befraßen sie vorwiegend stickstoffreiche und leicht zersetzliche Streu, aber kaum Buchenlaub. Nach meinen Beobachtungen nehmen die Schnecken im Buchenwald so verschiedenartige Nahrung auf, daß ihr Beitrag zur Streuverarbeitung gering ist. Nur wenige Arten, z. B. *Arion circumscriptus* Johnst. und vielleicht auch *A. subfuscus* Drap., fressen dort häufiger modernde Blattreste; ihre Leistung wird aber auch bei dichter Besiedlung nicht spürbar. Das gleiche gilt für die gelegentlich feuchtes Laub fressenden Ohrwürmer (vor allem *Chelidura acanthopygia* Gén.), Käferlarven (manche Staphyliniden, Elateriden und *Lagria)* und die streufressenden Raupen der Schmetterlinge *Aethia emortualis* Schiff. und *Zanclognatha tarsiplumalis* Hb. Auch die *Adela*-Raupen, die ihren flachen Sack aus kleinen Blattstücken herstellen, haben selbst bei reichlichem Auftreten keine humusbiologische Bedeutung. Noch verschiedene Dipterenlarven fressen neben anderem auch modernde Laubreste, z. B. die gewöhnlich als „Detritusfresser" bezeichneten terrestrischen Chironomiden und die Ceratopogoniden (STRENZKE, 1951; BRAUNS, 1954 a). Sie sind schon wegen zu geringer Wohndichte im Wald stets belanglos. Schließlich sei noch die terrestrische Köcherfliegenlarve *Enoicyla pusilla* Burm. erwähnt. Sie kommt in Buchenstandorten Westdeutschlands vor und verarbeitet geringfügige Laubmengen. Dagegen kann sie nach VAN DER DRIFT und WITKAMP (1960) in den Niederlanden stellenweise erhebliche Bedeutung im Eichenwald haben.

e. *Verarbeitung von Arthropodenkot und Blattresten in der F-Schicht, Umwandlung in dunkelbraune, geformte Losung durch Enchytraeen und Dendrobaena-Arten, in geringerem Maße auch Jungtiere anderer Regenwürmer*

Die im vorigen Prozeß *(d)* bewirkte Laubzerkleinerung hat gute Bedingungen für eine starke Entwicklung der Mikroflora geschaffen, welche durch das Mikroklima der F-Schicht (vgl. *d)* weiter begünstigt wird; die Streusubstanz ist an günstigen Standorten deshalb weiterhin nahrhaft. Als erste Tiere nutzen dies die gleichen Enchytraeen und *Dendrobaena*-Arten, die unter *c* genannt wurden. Wenn an Sommertagen die L-Schicht austrocknet, finden sie hier zunächst noch Futter, während sie bei feuchtem Wetter auch die oberen Blattlagen aufsuchen (vgl. *c)*. Die F-Schicht kann auch der bevorzugte Lebensraum dieser Würmer sein, wenn – wegen ungünstiger Bedingungen – die mikrobielle Zersetzung zu langsam fortschreitet und das jüngere Material ihnen darum keine Nahrung bietet.

Oft leben die Jungtiere der Lumbricus-Arten, manchmal auch die von *Allolobophora terrestris* (Sav.), *A. caliginosa* (Sav.) und *A. rosea* (Sav.) auf ähnliche Weise in der F-Schicht, bis sie den Mineralboden aufsuchen. Gewöhnlich spielen sie in diesem Prozeß nur eine geringe Rolle. In höheren Gebirgslagen kann aber *A. rosea* die Rolle der *Dendrobaena*-Arten übernehmen und – entgegen ihrer sonstigen Gewohnheit – die Auflageschichten ständig besiedeln.

Wie die Arthropoden *(b, d)* vorher resorbieren diese Oligochaeten offenbar nur leicht verdauliche Stoffe, verändern die Gerüstsubstanzen der Pflanzenreste aber nicht. In ihrem Kot erkennt man darum noch deutlich die Gewebereste (Abb. 11), und die Farbe ist wie vor der Aufnahme Hell- oder Dunkelbraun. Er wird meistens wahllos zwischen den locker liegenden Bestandteilen der F-Schicht abgesetzt (Abb. 1); nur gelegentlich findet man *Dendrobaena*-Losung zweireihig angeordnet (Abb. 20; vgl. *c)*. Die Enchytraeen erzeugen kurze, ungefähr zylindrische Körner (Abb. 10). In großer Menge hat diese Losung die Struktur von feinem Gries und sieht jener von kleinen Arthropoden (vgl. Abb. 4) und auch zerfallenem Kot größerer Streufresser (vgl. Abb. 7 und 8) oft sehr ähnlich. Die *Dendrobaena*-Arten bilden durch rhythmisches Koten läng-

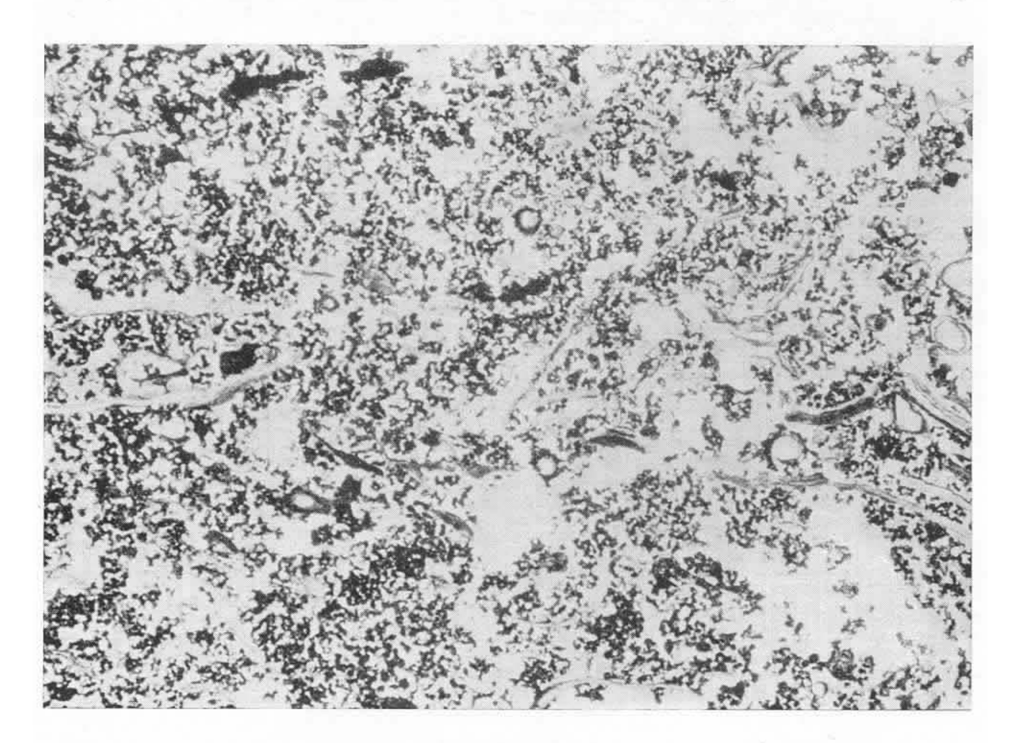


Abb. 10. Losung von Enchytraeen *(e)* in der unteren F-Schicht. Die Würmer haben Kotmasse von kleinen Dipterenlarven *(b)* und stark vermoderte Blattreste gefressen. Wegen der Kleinheit der Kotteilchen sind Gewebestrukturen kaum noch erkennbar, doch blieb die braune Farbe des Ausgangsmaterials erhalten. — 12 : 1. — FA Zwiesel-Ost/Bayer. Wald, Lichtfleck Abt. III/6c; 11. 9. 1961. — 810 m, klimatisch benachteiligte Mulde am S-Hang; sandiger Lehm aus Fließerde über Gneis; zehn- bis zwanzigjährige Verarbeitung; L 2—3 cm, F 3—4 cm, organ. H 2—3 cm, miner. H 1—2 cm mit Bleichsandkörnern.

Die langsam fortschreitende Zerkleinerung wird nur von kleinen Dipterenlarven *(b)* geleistet, deren Kot die Enchytraeen *(e)* vollständig verarbeiten. Die Enchytraeenlosung liefert die Hauptmasse der organischen H-Schicht. Im Mineralboden leben einige Regenwürmer *(i)*, welche die Zersetzung aber nicht beschleunigen können.

liche Ballen mit abgestumpften Enden (Abb. 1, 11 und 20). Diese Regenwurmlosung hat ungefähr gleiche Größe wie die von Tipulidenlarven und ähnelt ihr täuschend; zur richtigen Bestimmung gehört viel Übung. Im Schliff weist die Losung der Tipulidenlarven nur Pflanzenreste gleicher Bißgröße auf (Abb. 9; vgl. auch ZACHARIAE, 1963, Abb. 6); die Regenwürmer dagegen nehmen alle Teile auf, die sie verschlingen können, also neben der Kotmasse der Arthropoden auch Sandkörner, Holz- und Borkenstücke, Milbenlosung usw. (Abb. 11). Auch koten die *Dendrobaena*-Arten stets da, wo sie ihre Nahrung finden; eine Verlagerung in die Tiefe, wie sie bei Tipulidenlarven häufig vorkommt (vgl. *d)*, bewirken sie nicht.

Die Ausscheidung dieses Prozesses mag gezwungen erscheinen. An günstigen Standorten ist die räumliche Trennung von *c* und *e* undeutlich, und in sandigen Böden gehen *e* und *k* ineinander über, wenn die Leistung der großen Regenwürmer *(h)* gering ist oder fehlt. Auch sind die Enchytraeen wenigstens zum Teil die gleichen Arten. In Auflagen mit vier- bis achtjähriger Verarbeitung und deutlicher Schichtenfolge sind die drei Fälle aber oft klar zu trennen, und dann sind Nahrung und Kotmasse grundsätzlich verschieden. In Nadelstreu, wo die gleichen Prozesse nachgewiesen werden können, ist die Unabhängigkeit der drei hier genannten Prozesse noch deutlicher (ZACHARIAE, 1964).

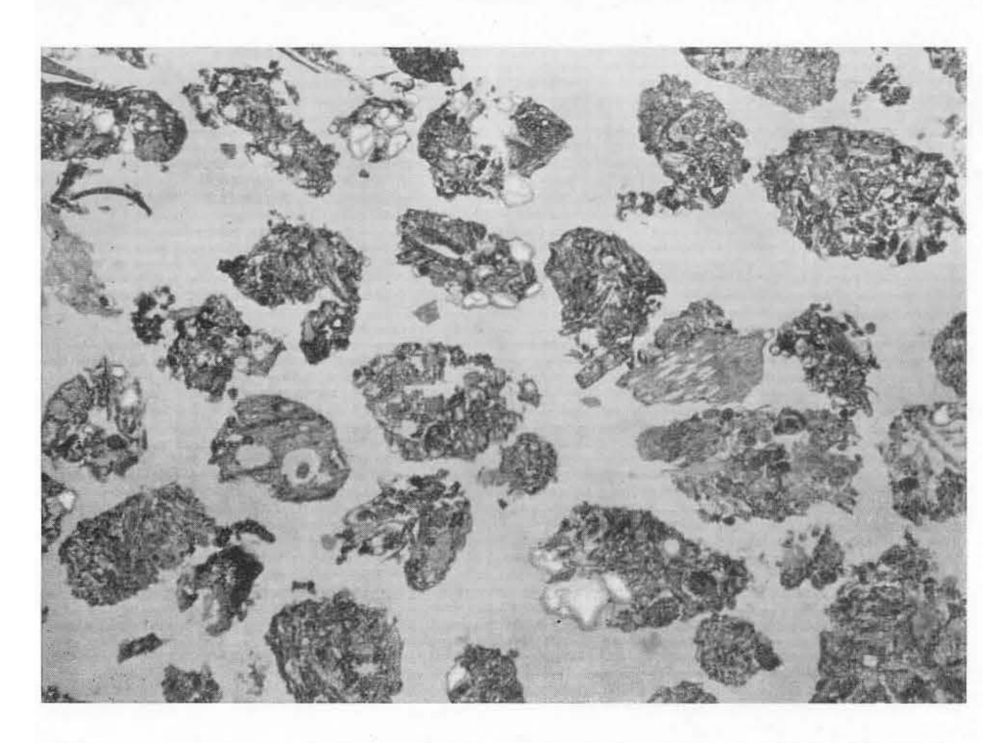


Abb. 11. Losung von *Dendrobaena rubida* (Sav.) *(e)* in der unteren F-Schicht. In den Kotballen sind neben den feinen Blattresten aus zerfallenem Arthropodenkot *(b, d)* noch Sandkörner, Borken- und Holzstückchen erkennbar; letztere sind zum Teil von Milben *(f)* durchbohrt, und auch die Milbenlosung ist im Regenwurmkot erhalten geblieben (vgl. Abb. 12). — 20 : 1. — FA Stauffenburg/Harz, Holenberg Abt. 55a; 25. 5. 1961. — 360 m, SW-Hang; sandiger Lehm aus Buntsandstein; fünf- bis achtjährige Verarbeitung; L 2 cm, F 3—4 cm, organ. H 0,5— 1cm, miner. H 2—3 cm mit Bleichsandkörnern.

Die Zerkleinerung besorgen regelmäßig Tipulidenlarven *(d)*, deren Kotmasse von kleinen Regenwürmern und Enchytraeen *(e)* übernommen wird. Sie liefern das Material der organischen H-Schicht, welche langsam und nur von *Lumbricus rubellus* Hoffm. *(h)* verarbeitet wird. Die mineralische H-Schicht besteht aus Enchytraeenkot *(k)* und Sand.

An günstigen Standorten wird diese Oligochaetenlosung – wie alle Bestandteile der F-Schicht – nach weiterer Verrottung von den großen Regenwürmern *(h)* verarbeitet. Der Prozeß *e* kann praktisch wegfallen, wenn die Nahrungskonkurrenz durch jene zu groß ist. Unter schlechteren Bedingungen, z. B. bei langem Winter, häufigerer Sommertrocknis oder Nährstoffarmut, sind die kurzlebigen, sich rasch entwickelnden und dabei anspruchslosen Arten (vgl. *c)* überlegen, so daß ihre Arbeit stark in Erscheinung tritt (Abb. 11; s. auch Text zu Abb. 9 und 18). Dann findet man in Spätherbst und Frühjahr oft große Mengen *Dendrobaena*-Losung. Sie zerfällt später; wenn nicht eine stärkere Population von *Lumbricus rubellus* Hoffm. *(h)* für die Weiterverarbeitung sorgt, geht diese Masse in die – dann stets vorhandene – organische H-Schicht ein.

Die Fähigkeit dieser kleinen Regenwürmer zum Leben in rein organischen, oft stark sauren Auflagen macht einen Extremfall verständlich, den JONGERIUS und PONS (1962) berichten. In saurem, tonarmem Moor in den Niederlanden wurden Spuren der Tätigkeit von *Dendrobaena octaedra* (Sav.) bis zu einer Tiefe von 50 bis 60 cm gefunden. Auch bei den von PUFFE und GROSSE-BRAUCKMANN (1963) in kultiviertem Hochmoor gefundenen Regenwürmern dürfte es sich um diese oder eine verwandte Art handeln.

Unter sehr extremem und für die Mikroflora ungünstigem Klima bleiben schließlich nur Enchytraeen übrig. Sie sind dann die einzigen Oligochaeten, welche die Kotmasse aus den Prozessen *b* und *d* aufnehmen. Dann sammelt sich in der unteren F-Schicht reine Enchytraeenlosung (Abb. 10), aus der schließlich die Masse der organischen H-Schicht entsteht. Die Enchytraeentätigkeit in der F-Schicht gehört zu den Prozessen, die gerade bei gehemmter Zersetzung am stärksten zur Geltung kommen (vgl. *f* und *g)*.

Obwohl diese Darstellung sich mit der Buchenstreu befaßt, sei erwähnt, daß auch im Nadelwald (vgl. ZACHARIAE, 1962, Abb. 6, und 1964) und unter besonderen Bedingungen sogar außerhalb des Waldes solche Ansammlungen von Enchytraeenlosung entstehen können. Vermutlich besteht auch der von KUBIENA (1953, S. 48 f., vgl. auch 1955 a, Fig. 17, und 1955 b, Fig. 6) beschriebene „Alpine Pechmoder" im wesentlichen daraus. Dieser findet sich häufig an Stellen, die unter dem Schnee lange Zeit frostfrei sind. Wo anhaltend feuchtes, kühles Mikroklima herrscht, treten Enchytraeen in den Alpen noch in Höhen weit über 2000 m massenhaft auf (SCHMIDEGG, 1938; JANETSCHEK, 1949, S. 123 ff.; s. auch die Fundortliste bei STÖCKLI, 1957). Daß – wie bisher angenommen wurde – die in dieser Humusform zahlreich lebenden Collembolen die feine Losung erzeugen, ist sowohl nach deren Form als auch nach deren Menge unwahrscheinlich. Die Leistung der Collembolen dürfte hier ebenso gering sein wie im Wald (ZACHARIAE, 1963). Die Biologie der Alpinen Protorendsina und des Pechmoders wird an anderer Stelle untersucht.

Dieser Prozeß bringt die Zersetzung der Pflanzenreste nicht wesentlich voran (ZACHARIAE, 1964). Die Wurmlosung vermodert offenbar nicht stärker als Arthropodenkot *(b, d)*; ob hier beständige Humusstoffe gebildet werden, wurde noch nicht untersucht, ist aber nicht wahrscheinlicher als beim Prozeß *d*. Die Vermischung mit Mineralsubstanz ist geringfügig und mehr zufällig. Im Gegensatz zu den großen Regenwürmern *(h)* suchen Enchytraeen und *Dendrobaena*-Arten in diesem Fall ihre Nahrung nicht regelmäßig von unten her, wo das Material dem Mineralboden aufliegt, sondern in der F-Schicht selbst; dort setzen sie auch den Kot wieder ab. Ein Beitrag zur Durchmischung darf also nicht verallgemeinernd allen Regenwürmern zugeschrieben werden. An Standorten, wo die Reihe der Prozesse hier schon endet (Abb. 10), neigt die aus Oligochaetenlosung entstandene organische H-Schicht (vgl. Text zu Abb. 15) ebenso zur Verpilzung und Versauerung wie bei Ablagerung von Arthropodenkot (s. Text zu Abb. 4 und 7) oder unvollständig zerkleinerter Blattsubstanz (s. Text zu Abb. 5 und 12). In allen Fällen geht offenbar die mikrobielle Zersetzung zu langsam.

f. Örtliche Zerkleinerung von besonders dicht gelagerten Blättern in der F-Schicht durch
Oribatiden, besonders in Jugendstadien und
als Adulte minierende Phtiracaridenarten

Auch an durchweg günstigen Standorten verbleiben einzelne Stellen, wo den leistungsfähigen Arthropoden *(d)* und den Regenwürmern *(h)* der Zugang durch Steine, Baumwurzeln, Staunässe oder dergleichen erschwert ist (Abb. 1). Wenn dann noch Laubverwehung die Bildung von dickeren, ständig feuchten Lagen begünstigt, finden zahlreiche Oribatidenarten besonders gute Lebensmöglichkeit, die sich von Pflanzenresten ernähren (Makrophytenfresser bei SCHUSTER, 1956). Diese Hornmilben sind dort reichlicher vertreten als an Stellen, wo die Blätter in der F-Schicht rasch und vollständig verarbeitet werden. Ähnliche Verhältnisse wie in derartigen Blattpaketen herrschen in vielen Standorten mit gehemmter Zersetzung und starken Auf-

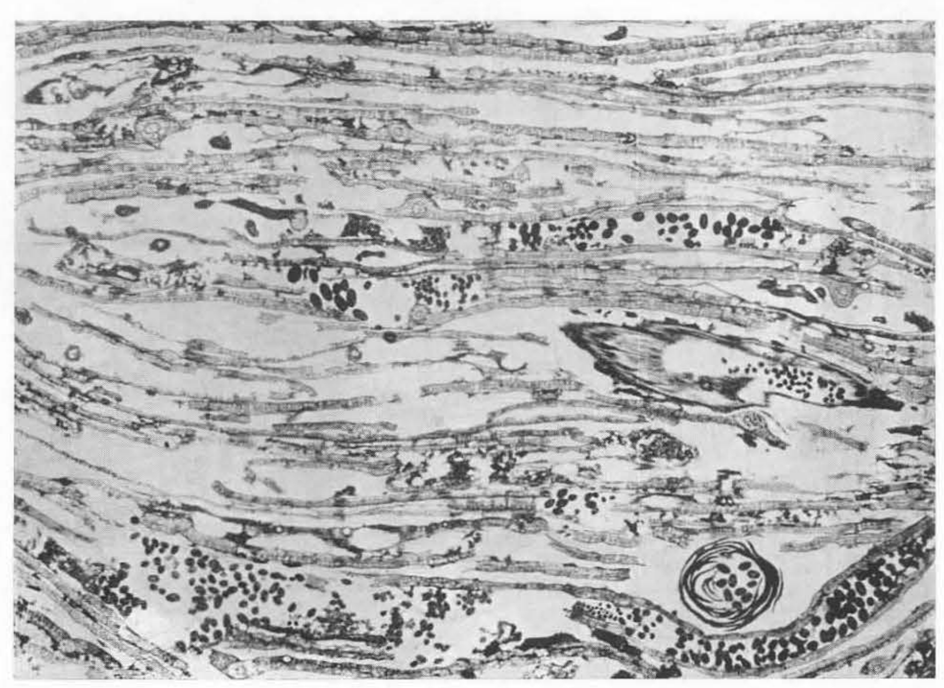


Abb. 12. Losung von Oribatiden *(f)* — vorwiegend Phtiracariden und deren Jugendstadien — in der mittleren F-Schicht. Die Milben haben Hohlräume in dichte Blattlagen, Holzstücke und Knospen gefressen und darin ihre Losung abgesetzt. An einigen Stellen ist das Größerwerden der Kotballen zu erkennen, welches dem Wachsen des Tieres entspricht. — 12 : 1. — FA Garlsdorf/nördl. Niedersachs., Buchwedel Abt. 325; 27. 5. 1959. — 30 m, flache Uferböschung in ebenem Gelände; periglazialer Schmelzwassersand, in der Tiefe schwach lehmig; dreißig- bis fünfzigjährige Verarbeitung; L 2—4 cm, F 4—6 cm, organ. H 4—6 cm, Bleichsandschicht 4—8 cm.
Außer den streufressenden Milben *(f)* hinterlassen nur Enchytraeen und kleine Regenwürmer *(c)* nennenswerte Spuren; weitere Prozesse fehlen. Unvollständig verarbeitete Blattreste und dazwischen Milben- und Oligochaetenkot liefern die Hauptmasse der organischen H-Schicht.

lagen; dort ist ihre Wohndichte größer als in allen untersuchten Flächen mit günstigen Bedingungen.

Die oft starke Entwicklung höherer Pilze und die damit einhergehende Versauerung des Substrates an solchen Stellen stört diese Milben nicht. Ihre Ansprüche

an den Nährwert der Blätter scheinen gering zu sein; sie befressen an nährstoffarmen Standorten Schichten, die außer Enchytraeen *(c)* und mikrophagen Collembolen und Milben *(a, g)* kaum andere Bodentiere bewohnen. Zwischen den dicken Blattlagen finden die streufressenden Oribatiden ihre Nahrung stets gut durchfeuchtet und erweicht. Sicher wird dort auch ihre Fortpflanzung begünstigt; wegen der indirekten Übertragung hüllenloser Spermatophoren (PAULY, 1956) ist diese nur bei ständig hoher Luftfeuchte möglich. In jenen Flächen vermehren sich die dort vorhandenen Oribatiden wahrscheinlich auch während des Sommers stark, während dies an Standorten mit dünnerer Auflage offenbar nur in geringem Maße geschieht (vgl. STRENZKE, 1952, S. 21). Dies ist vermutlich ein Grund, warum das andernorts oft beobachtete Zunehmen der Besatzzahlen und besonders der Jungtiere in Frühjahr und Herbst (FRENZEL, 1936, S. 101 ff.; RIHA, 1951; GUNHOLD, 1954; MORITZ, 1963) bei ungünstigen Humusbildungen unter dem Seeklima Nordwestdeutschlands ganz undeutlich wird.

Das dicht gelagerte Laub bietet diesen Milben noch einen anderen Vorteil. Viele Arten zwängen sich mit Vorliebe in die engsten Spalten; vielleicht tun sie das, um beim Nagen ein Widerlager zu haben. Dies gilt sicher für die minierenden Larven und Nymphen der Phtiracariden und wohl auch einige andere Arten. Wo die Blätter am dichtesten liegen und auch in Stengeln und Holzstücken fressen sie Gänge, die später mit ihrer meistens eiförmigen, sauber geprägten Losung angefüllt sind (Abb. 1 und 12). In Coniferennadeln und Holz beobachteten das schon JACOT (1939), RIHA (1951), HAARLØV und WEIS-FOGH (1953), WALLWORK (1958), HARTENSTEIN (1962 c) und VAN DER DRIFT (1964). Werden die Milben nicht durch Trockenheit oder Störungen zur Flucht gezwungen, so verbringen sie ihre ganze Jugendentwicklung und anscheinend auch einige Zeit als Adulte in einer Höhlung. Darin liegen dann, dem Wachsen des Tieres entsprechend, kleine und größere Kotballen nebeneinander. Gelegentlich findet man im Schliff Stellen, wo die Losung plötzlich größer wird; dort hat sich das Tier wahrscheinlich gehäutet (Abb. 12).

Da viele Oribatiden – auch adulte Phtiracariden – bei feuchtem Wetter bis zur L-Schicht vordringen, ist zwischen den bei *a* und den hier beteiligten Arten keine scharfe Grenze zu ziehen. Als charakteristische Erscheinung in dicken Blattpaketen und bei langsamer Streuzersetzung muß dieser Prozeß aber abgetrennt werden.

Wo die größeren Arthropoden *(d)* in der F-Schicht ein lockeres Gemisch von Blattrümmern und Losung erzeugen, können sich diese Minierer nur schwer entwickeln; dort vorkommende Arten müssen ihre Jugendentwicklung in Holz- und Borkenstücken verbringen. Wo aber andere Arthropoden fehlen und die mikrobielle Zersetzung wegen Nährstoffmangels oder ungünstigen Klimas langsam und unvollständig erfolgt, da ist die Losung dieser Milben fast regelmäßig zwischen den Blattresten der F-Schicht zu finden. Die Spuren der Prozesse *d* und *f* können darum nicht in der gleichen Schicht oder gleichzeitig vorherrschend in Erscheinung treten. In Extremfällen sind Oribatiden die einzigen Bodentiere, die eine mechanische Bearbeirung des Laubes durchführen (Abb. 12). In Nadelwäldern können die minierenden Formen noch stärker vorherrschen, weil deren Streu allgemein schwerer zersetzlich ist als Laub und dichtere Auflagen bildet; bei der Anatomie der Coniferennadeln ist minierende Lebensweise zudem naheliegend. Es gibt also Tierformen, die gerade bei langsamer Streuzersetzung und schlechter Humusbildung die besten Lebensbedingungen finden. Zu Unrecht wird oft vorausgesetzt, daß großer Aktivität von Bodentieren eine gute Humusbildung entspricht; diese Beziehung ist keineswegs allgemein gültig (vgl. *e* und *g*).

PUFFE und GROSSE-BRAUCKMANN (1963) untersuchten kultivierten Hochmoortorf und stellten fest, daß dort Milben die wichtigsten Zerkleinerer sind; zweifellos handelt es sich dabei um Oribatiden. Sehr wahrscheinlich bieten jene Torfschichten ähnliche Lebensbedingungen wie

die mächtigen Auflagen extrem ungünstiger Waldstandorte, was zu ähnlicher Besiedlung und ähnlichen Tierleistungen führt.

Nach KUBIENA (1943 a, 1948, S. 73, und 1953, S. 48) sollen Oribatiden in häufig und stark austrocknenden Protorendsinen eine besondere Rolle spielen. Dies ist fälschlich dahin verallgemeinert worden, daß Humusbildung durch Milben für trockene Standorte charakteristisch sei. Im Waldboden ist eine spürbare Leistung von Oribatiden an ständig feuchtes Mikroklima gebunden. Das schließt nicht aus, daß es auch Trockenformen gibt (JANETSCHEK, 1949, S. 89; KNÜLLE, 1957).

Die Losung der streufressenden Oribatiden hat ungefähr die gleiche Farbe wie die Blätter, die als Nahrung dienten. Sie enthält stets kleinste, aber bei starker Vergrößerung deutlich erkennbare Splitter von Pflanzengewebe. Die außerordentlich feine Zerkleinerung täuscht eine stoffliche Änderung der Pflanzenreste vor; eine solche ist chemisch noch nicht bewiesen. In ungünstigen Standorten wird der Kot genauso langsam zersetzt wie die unbefressenen Blattstücke. Von Enchytraeen *(e)* wird er dort anscheinend ungern aufgenommen, sondern geht – von Pilzhyphen verwoben, aber noch lange erkennbar – in das Anreicherungsprodukt der H-Schicht ein. In solchen Fällen kann dieser Kot einen nennenswerten Teil des Humus liefern (s. Text zu Abb. 5 und 12), der aber stofflich stets minderwertig ist. Bei besserer Streuverarbeitung bleibt die geringe Aktivität dieser Milben auf Einzelplätze beschränkt; sie ist dann immer belanglos neben der Leistung anderer Bodentiere.

g. *Fraß an Mikrobenbesatz, Schleimfilm, stark zersetztem Gewebe und Detritus in allen Schichten mit feuchten, modernden Pflanzenresten durch im Verborgenen lebende Milben, Collembolen, kleine Asseln, Nematoden, Rotatorien, Tardigraden und Protozoen*

Nach der hier gebrauchten Gliederung gehören zahlreiche kleinste Arthropoden ohne Rücksicht auf ihre systematische Stellung in eine Gruppe. Wegen großer Empfindlichkeit gegen Austrocknung bevorzugen sie Bereiche mit wasserdampfgesättigter Luft und gut durchfeuchtetem Substrat. Sie leben in allen gegen Tageslicht geschützten Schichten mit modernden Pflanzenteilen, von der unteren L-Schicht, solange diese feucht ist, bis tief in den Mineralboden hinein, soweit dort noch organische Reste vorhanden sind. Die meisten Arten und Individuen halten sich dort auf, wo sich feuchte und dicht von Mikroben besiedelte Blattrümmer und Kotteilchen ansammeln.

An Milben gehören dazu viele Uropodinen und sicher auch Arten aus mehreren Familien der Trombidiformes und der Acaridiae unter den Sarcoptiformes (KARG, 1963); hier fehlen aber noch biologische Untersuchungen. Vor allem sind hier die Mikrophyten fressenden Oribatiden (SCHUSTER, 1956) zu nennen, welche jene geschützten Schichten bewohnen (Euedaphon und ein großer Teil des Hemiedaphon bei KLIMA, 1956). Von den Collembolen sind es die kleineren, im Verborgenen lebenden Formen, die meistens unscheinbar gefärbt und zum Teil blind sind und nur kurze Antennen, Beine und Sprunggabeln haben (Euedaphon und teilweise mesophiles Hemiedaphon bei GISIN, 1943). Ähnliche Lebensweise haben auch die kleinsten Asseln, z. B. die *Trichoniscus-pusillus*-Formen und *Ligidium hypnorum* Cuv., viele Jugendstadien von anderen Arthropoden und die zahlenmäßig unbedeutenden Pauropoden (STARLING, 1944), Symphylen (FRIEDEL, 1928) und Proturen (STURM, 1959).

Diese Tiere verzehren Bakterienschleim an verwesenden organischen Resten, Pilzhyphen bzw. deren Inhalt, Hefen, Sporangien und vielleicht auch die im Schleimfilm der Blattrümmer lebenden Protozoen. Die kräftigeren Collembolen- und Oribatidenarten und die Asseln fressen auch von mikrobiell gut vorzersetzten Pflanzenteilen; dies stellt einen Übergang zu den Prozessen *d* und *f* dar. Gern befressen viele Arten auch verwesende Losung der größeren Arthropoden *(d)*. Wie schon aus den Versuchen

mit Collembolen von SCHALLER (1950) und DUNGER (1956, 1958b) hervorgeht, ist Fraß von Pflanzenresten selbst nur bei stickstoffreichem Laub deutlich. Bei Eiche und Buche bleibt er geringfügig; die Tiere beschränken sich in solcher Streu auf die Mikroorganismen. Die enge Bindung an die Mikroflora zeigen auch die Arbeiten von G. GISIN (1952), H. GISIN (1956), POOLE (1959) und v. TÖRNE (1961, 1963) für Collembolen und von FORSSLUND (1939), RIHA (1951), SCHUSTER (1956), WALLWORK (1958), FÜHRER (1961) und HARTENSTEIN (1962 a, b) für Oribatiden. Bei den Darmuntersuchungen, welche die meisten dieser Autoren anstellten, wurden allerdings nur die Hyphen und Sporen von Pilzen erfaßt; die Bakteriennahrung hinterläßt keine charakteristischen Rückstände. Ähnliche Verhältnisse sind aber auch bei den anderen Kleinarthropoden des Waldbodens zu erwarten.

Die Fraßspuren dieser Gruppe sind geringfügig und im Waldboden kaum nachzuweisen; nur nach Fütterungsversuchen kann man sie sicher ansprechen (vgl. ZACHARIAE, 1963, Abb. 5 und 6). Weil die Nahrung meistens wenig feste und unverdauliche Stoffe enthält, treten die Exkremente morphologisch nicht in Erscheinung. Oft sind sie weich oder flüssig; dann werden sie von den Erdkrümeln aufgesogen oder trocknen auf der Unterlage zu einem dünnen Belag ein. Auch bei reichlichem Vorkommen sind darum keine sichtbaren Mengen von Kot dieser Tiere zu erwarten; ein Nachweis in Schliffen von natürlichen Proben wird sehr schwer möglich sein. PUFFE und GROSSE-BRAUCKMANN (1963) untersuchten die Zersetzung von Hochmoortorf an Mikrotomschnitten; auch dabei stellten sie fest, daß die Losung der reichlich vorkommenden Collembolen nicht identifiziert werden kann. Was früher dafür gehalten wurde, ist entweder Enchytraeenlosung *(c, e)* oder „Detritus" anderer Herkunft (ZACHARIAE, 1963, 1964).

Diese Tiere sind überall vertreten, wegen der Ansprüche an Nahrung und Mikroklima aber an Standorten mit langsamerer Streuverarbeitung und starker F-Schicht oft mit viel höherer Dichte vorhanden als bei schneller und vollständiger Zersetzung (vgl. *e* und *f*). Neben einer gut entwickelten Mikroflora scheint besonders ständig hohe Luftfeuchte ihre Vermehrung zu fördern, wohl nicht nur wegen ihrer Trockenempfindlichkeit im allgemeinen, sondern auch wegen der Übertragung hüllenloser Spermatophoren bei Oribatiden (PAULY, 1956) und Collembolen (SCHALLER, 1953). Ein an Arten und Individuen reicher Besatz mit dieser Gruppe kann also nur als Hinweis auf bestimmte mikrobiologische und mikroklimatische Zustände gelten, bedeutet aber nicht immer, daß die Bedingungen für die Streuverarbeitung günstig sind.

Der Anteil dieser Kleinarthropoden an der Zerkleinerung von Pflanzenresten ist unbedeutend; sie sind Nutznießer, aber wohl kaum Förderer der Zersetzungsvorgänge im Waldboden. Die Exkremente, deren stofflicher Wert unbekannt ist, gehen zwar in die Humusmasse ein; die Menge ist aber stets geringfügig und selbst in einseitig besiedelten, extrem ungünstigen Auflagen kleiner als die Kotmasse der streubewohnenden Collembolen *(a)* und Enchytraeen *(c)*. Die humusbiologische Bedeutung der mikrophagen Collembolen und Milben wird oft überschätzt, weil sie in großer Zahl auftreten können.

Als regelmäßig im Waldboden vorhandene Detritus- und Mikrophytenfresser wären auch zahlreiche Nematoden (Fadenwürmer; NIELSEN, 1949; PETERS, 1955, dort weit. Lit.), Rotatorien (Rädertiere; SCHULTE, 1954), Tardigraden (Bärtierchen; MIHELČIČ, 1963) und Protozoen (Urtierchen; HEAL, 1963; KÜHNELT, 1961, S. 69 ff.; RUSSELL, 1961, S. 165 und 214 f., dort weit. Lit.) zu nennen. Nematoden finden sich sogar häufig im Innern von Blattstücken der L- und F-Schicht. Trotz hoher Besatzzahlen – bei Nematoden und Protozoen – erzeugen diese Tiere aber noch weniger morphologisch sichtbare Spuren und quantitativ faßbare Humusmengen als die oben genannten Kleinarthropoden.

h. Aufnahme von Arthropodenkot und Blattstücken der F-Schicht mit Mineralsubstanz, Umwandlung in erdige Exkremente der H-Schicht durch Lumbricus-Arten und Allolobophora terrestris, in geringerem Maße auch andere Regenwürmer

An sehr günstigen Standorten werden die in der unteren F-Schicht und auf dem Mineralboden modernden Kotmassen, Blatttrümmer und Aderstücke von größeren Regenwürmern aufgenommen und im gleichen Bereich als Kot wieder abgesetzt (Abb. 1). Während die Pflanzenreste vorher – auch zerkleinert noch – durch Farbe und Struktur als solche erkennbar waren und deshalb als Material der F-Schicht gelten konnten, erscheint der nun von den Würmern erzeugte Kot makroskopisch „erdig" und damit als frischestes Material der H-Schicht. Diese Wandlung ist so charakteristisch, daß sie als besonderer Prozeß im Ablauf der Humusbildung betrachtet werden darf. Am stärksten sind daran *Lumbricus terrestris* L. und *Allolobophora terrestris* (Sav.), in viel geringerem Maße *L. rubellus* Hoffm. und die anderen Arten des Waldbodens beteiligt.

Verhalten und Ansprüche der Arten sind verschieden. *Lumbricus terrestris* und *Allolobophora terrestris* bevorzugen tiefgründige, lehmige Böden. Ihre ungefähr senkrechten, bei der ersten Art wenig, bei letzterer stärker verzweigten Schächte sind in der H-Schicht und in tieferen, lockeren Bodenbereichen oft dünn mit Kot ausgekleidet. An der Oberfläche münden viele in einer Anhäufung von Kotmasse; daneben gibt es andere Ausfahrten, die nicht durch Kot gekennzeichnet und oft unter Steinen, Ästen oder Wurzeln verborgen sind (Abb. 1). *Lumbricus terrestris* verläßt die Röhren vorwiegend nachts zur Nahrungssuche, unter dem Schutz der Streudecke und bei feuchter Luft aber auch am Tage; *Allolobophora terrestris* ist weniger von der Tageszeit, sondern nur von der Bodenfeuchtigkeit abhängig. Vor Trockenheit, Wärme und Frost ziehen sie sich tief in die Erde zurück; *Lumbricus terrestris* ist aber auch während des Winters in frostfreiem Boden aktiv. Bei anstehendem Gestein, ständig hohem Grundwasserstand, reinem Sandboden oder ungewöhnlich langer Winterperiode und an sommertrockenen Standorten fehlen diese beiden Arten.

Lumbricus rubellus und der weniger häufige *L. castaneus* (Sav.) leben in horizontalen Gängen innerhalb der H-Schicht, in Standorten mit stärkerer F-Schicht aber auch regelmäßig in dieser. Dort sind sie unabhängig von der Tageszeit aktiv, solange das Substrat feucht ist; nur bei ungünstiger Witterung vergraben sie sich tiefer im Boden. Auch sie können unter der Schneedecke noch bei 0° C aktiv sein. Durch seine hohe Vermehrungsquote (Graff, 1953) gleicht *L. rubellus* Verluste nach Frost und Trocknis schnell aus; vermöge seiner Anspruchslosigkeit vertritt er diese Gruppe an vielen Standorten, wo Nahrung, Klima oder Unterboden den anderen Arten nicht genügen. Gleich den ebenfalls streubewohnenden *Dendrobaena*-Arten *(c, e)* hat sein Auftreten kaum Beziehungen zu Eigenschaften des Untergrundes.

Die *Lumbricus*-Arten und *Allolobophora terrestris* bevorzugen gut zerkleinerte Pflanzenreste, in denen sich ein reiches Mikrobenleben entwickelt hat; solche Nahrung schaffen ihnen die Arthropoden *(b, d)*. Deren Losung und die kleinen Blatttrümmer fallen in der F-Schicht nach unten, sammeln sich auf der Oberfläche des Mineralbodens, werden durch Wind und Tierbewegung mit Mineralkörnern in Berührung gebracht und durch Regenwasser in Bodenspalten hineingeschwemmt. Dies wirkt sich am stärksten aus, wo auf die F-Schicht gleich eine mineralische H-Schicht folgt. In Hanglagen höherer Gebirge werden die Schichtgrenzen auch durch abrutschende Schneemassen gestört, und in manchen Standorten wird viel Streusubstanz von den wilden Huftieren in den Boden getreten oder vom Schwarzwild untergewühlt. Die

Würmer nehmen das Material so auf, wie sie es vorfinden; nicht sie besorgen die Vermischung, wohl aber einen engeren Kontakt der Substanzen. Am Ende des Hochsommers, wenn viel Arthropodenlosung anfällt, bestehen darum die Wurmexkremente fast nur aus organischer Substanz; sonst enthalten sie mehr Mineralteile. An sehr günstigen Standorten wird der Arthropodenkot zeitweise so schnell übernommen, daß er kaum in Erscheinung tritt. Dies täuscht vielfach eine ausschließliche Verarbeitung durch Regenwürmer vor, obwohl diese die Vorarbeit der Arthropoden *(b, d)* nutzen. Wichtig ist, daß die Masse an der Oberfläche der H-Schicht verbleibt; die Würmer koten im gleichen Bereich, in dem sie die Nahrung aufnehmen.

Im frischen Kot sind die Blattreste fast im gleichen Zustand wie vor der Aufnahme (Abb. 11 und 13); die Gerüstsubstanzen werden anscheinend kaum angegriffen. Entsprechend fand auch DUNGER (1958b, 1963) bei Regenwürmern keinen höheren „morphologischen Zersetzungsgrad" als bei den größeren Arthropoden. Der Unterschied zwischen der Nahrung dieser Würmer und den daraus entstandenen frischen Exkrementen ist also mikromorphologisch geringer als im äußeren Aussehen.

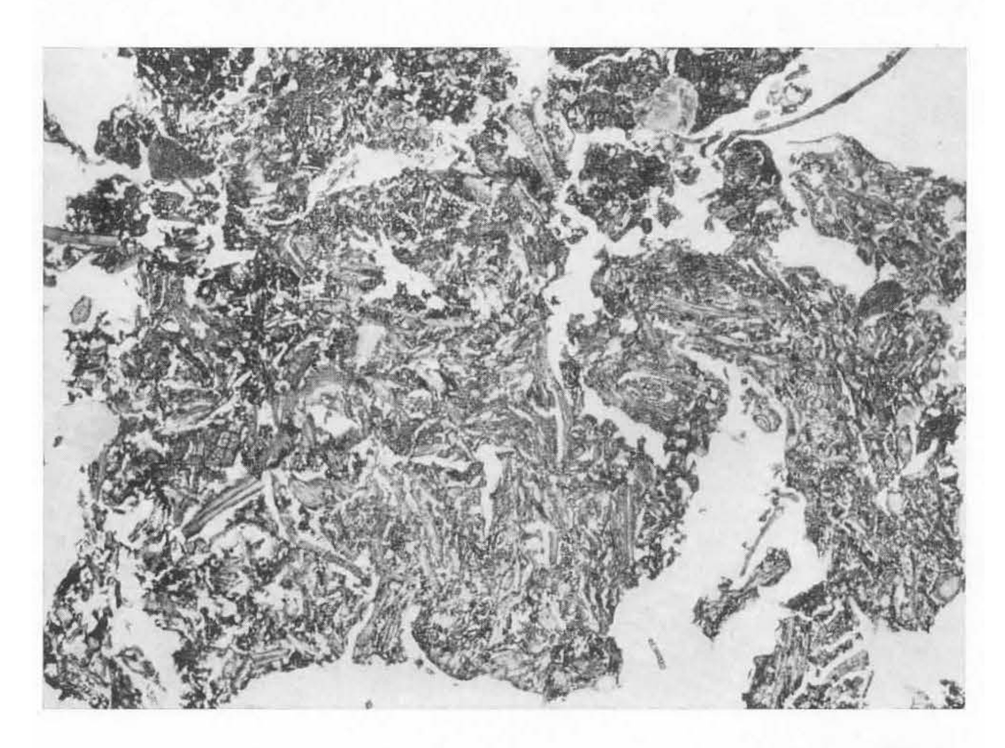


Abb. 13. Frischer Kotbrocken von *Lumbricus terrestris* L. *(h)* auf der mineralischen H-Schicht. Der Regenwurm hat von moderndem Laub gefressen, das unzerkleinert auf der Erde lag oder von ihm in seine Röhrenmündung gezogen wurde. Im Kot erkennt man Blattstücke von etwa gleicher Bißgröße und dazwischen feine Mineralsubstanz und Sandkörner. — 6 : 1. — FA Badenweiler/Schwarzwald, Wiedenwald Abt. I/12; 28. 9. 1960. — 1110 m, eben; sandiger Lehm aus Hybridgranit; Verarbeitungszeit etwa ein Jahr; keine geschlossene Streudecke, miner. H 4—6 cm.

Die sonst in L- und F-Schicht ablaufenden Prozesse *a—f* fehlen. Die ungewöhnlich zahlreich vertretenen großen Regenwürmer *(h)* nehmen das Laub direkt auf, sobald es genügend mikrobiell vorzersetzt ist. Die humose Kotmasse wird noch wiederholt von Regenwürmern umgearbeitet *(j)*, von Enchytraeen *(k)* zergliedert und durch Bodenwühler, besonders den Maulwurf, gelockert und durchmischt *(l)*.

Hier wird besonders deutlich, daß die in der Bodenzoologie vielfach übliche Unterscheidung von „Primär"- und „Sekundärzersetzern" ungeeignet ist zum Beschreiben der Tierleistungen. Die Regenwürmer haben zwar das Streumaterial als Arthropodenkot „sekundär" gefressen, aber die Zersetzung ist kaum vorangekommen. Das gleiche gilt bei den unter *e* besprochenen *Dendrobaena*-Arten. Für eine wirkliche Zersetzung ist offenbar der Fortschritt des mikrobiellen Aufschlusses entscheidender, als wie oft die Masse durch den Tierdarm geht.

Parle (1963 a) konnte zwar nachweisen, daß in der Mitteldarmwand von *L. terrestris* zelluloseabbauende Fermente erzeugt werden. Für die Streuzersetzung im Wald hat das wahrscheinlich wenig Bedeutung. Dort dürfte die Zellulose schon großenteils von Mikroorganismen verbraucht sein, bevor die Regenwürmer die Pflanzenreste aufnehmen. Auch ist die Dauer der Darmpassage sehr kurz im Vergleich zur Einwirkungszeit der Mikroflora. In der unteren F-Schicht werden die Gewebestrukturen vermutlich vorwiegend durch Lignin, Kutin und andere Membranbegleitstoffe dargestellt.

Wenn die vorzerkleinerten Pflanzenreste im Spätherbst aufgebraucht sind, reißen *Lumbricus terrestris*, manchmal auch *Allolobophora terrestris* und noch seltener *Octolasium lacteum* Oerl. selbst Stücke von gut erweichten Blättern ab oder ziehen diese in den Boden. Dort modern sie verhältnismäßig schnell und werden von den Würmern fortschreitend abgefressen, wobei anhaftende Erde mit aufgenommen wird. Hier tragen die Würmer also aktiv zur Durchmischung bei. Diese – allgemein bekannte – Ernährungsweise der Regenwürmer spielt in vielen Waldböden eine geringere Rolle als die Verarbeitung von Arthropodenkot. In Kulturflächen, wo letzterer fehlt, müssen sie dagegen vorwiegend so leben. Unter besonderen Klima- und Bodenbedingungen kann aber auch im Wald die mikrobielle Vorbereitung der Streu so begünstigt sein, daß die Regenwürmer während des ganzen Jahres Laub und sogar Nadeln unmittelbar aufnehmen. Die zunächst abgesetzten Exkremente bestehen dann aus groben Blatt- bzw. Nadelstücken (Abb. 13; vgl. auch Zachariae, 1962, Abb. 2). Die Würmer werden hier zu Nahrungskonkurrenten für die Arthropoden *(b, d)*, welche infolge schnellster Streuverarbeitung auch den Schutz vor Austrocknung, Tropfenschlag und Nachtfrost verlieren und darum kaum noch vorkommen (s. auch Text zu Abb. 14 und 17). Dies ist als extreme Beschränkung der Bodenfauna aufzufassen, deren Leistung erst mit diesem Prozeß *(h)* anfängt. Standorten mit solchen Verhältnissen hat Wittich (1963) eine ausführliche bodenkundliche Untersuchung gewidmet.

Weil dieser Sonderfall – Streuverarbeitung ausschließlich durch Regenwürmer – in der Natur wirklich vorkommt, konnte Wittich (1939, 1943, 1953) mit Recht beim Vergleich der Zersetzlichkeit verschiedener Streuarten nur die Regenwurmtätigkeit in Betracht ziehen. Man darf solche Versuche aber nicht als beispielhaft für die Waldhumusbildung schlechthin ansehen und auch nicht glauben, daß solche Leistungen überall durch geeignete Maßnahmen erreichbar sind.

An allen Standorten fressen die Würmer vom Spätherbst bis zum Frühjahr auch die aus der eigenen Kotmasse vom Sommer entstandene Erde, die immer noch reich an Abbauprodukten und Mikroben ist und somit genügend Nährstoffe bietet; dann sind die Exkremente überwiegend mineralisch (Abb. 16; vgl. *j*). Im Frühjahr fressen sie neben Blättern auch die abgefallenen, schnell verwesenden Blüten der Bäume und Sträucher und sogar lebende Wurzeln und Triebe der Bodenkräuter, bis die Arthropoden ihnen im Sommer wieder die zuerst erwähnte Nahrung liefern. Seinen Körperkräften entsprechend zeigt *Lumbricus terrestris* diesen Verhaltenswechsel deutlicher als die anderen Arten (Zachariae, 1962). Schließlich sei erwähnt, daß diese Art oft Laub unter ihren großen Kothaufen begräbt. Nach Verrottung liefert dieses gerade für kleine bzw. junge Regenwürmer willkommene Nahrung.

Wie die Würmer sich so wechselnden Jahreszeiten und verschiedenen Standortbedingungen im Wald anpassen, so können sie sich auch abweichenden Verhältnissen in Gärten und landwirtschaftlich genutzten Flächen fügen. Sie verwirklichen dort meistens nur einen Teil ihrer

möglichen Verhaltensweisen. Auch können ihre Leistungen in verschiedenen Klimagebieten sehr unterschiedlich sein. Dies erklärt viele Widersprüche in den Literaturangaben.

Die anderen Arten beteiligen sich in geringem Maße bei diesem Prozeß, wenn sie, durch Klimaverhältnisse oder Nahrungsangebot veranlaßt, jenen Grenzbereich zwischen F- und H-Schicht aufsuchen. Das Charakteristische dieses Prozesses, die zeitlich und räumlich plötzliche Wandlung der Pflanzenmasse in erdigen Humus und – dadurch bedingt – eine deutliche Grenze zwischen organischer F- und mineralischer H-Schicht können sie allein nicht bewirken. Wo die großen Regenwürmer *Lumbricus terrestris* und *Allolobophora terrestris* fehlen, besteht immer die Tendenz zur Bildung einer organischen H-Schicht (s. Text zu Abb. 9, 10, 11, 18 und 20).

An weniger günstigen Standorten vertritt *L. rubellus* allein diese Gruppe, der nur bei großer Wohndichte die Entstehung einer stärkeren organischen H-Schicht verhindern kann. Er sucht seine Nahrung vorwiegend in der F- und der organischen H-Schicht selbst. Bei vier- bis sechsjähriger Streuverarbeitung legt er seine horizontale Wohnröhre noch 0,5 bis 1,5 cm unter der Grenze des Mineralbodens an. Weil diese

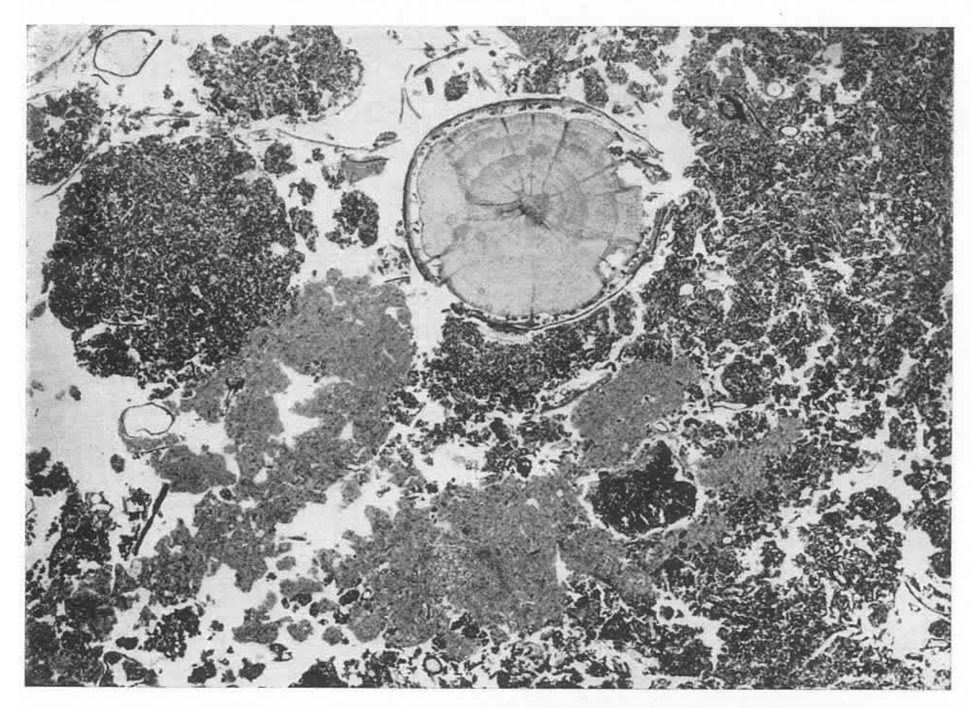


Abb. 14. Verschiedene Kotmassen von *Lumbricus terrestris* L. *(h)* auf der mineralischen H-Schicht. Die dunklen, strukturierten Brocken wurden aus moderndem Arthropodenkot *(b, d)* und Blattstücken gebildet, welche der Wurm an der Erdoberfläche aufnahm; die hellen, mineralischen Partien sind nicht tiefer als 2—3 cm, unterhalb der dünnen, deutlich humosen Schicht, aufgenommen worden. — 4 : 1. — FA Stauffenburg/Harz, Grefenberg Abt. 46a; 25. 5. 1961. — 320 m, fast eben; Lehm aus Löß und Muschelkalk; ein- bis eineinhalbjährige Verarbeitung; L und F je 1 cm, zeitweise weniger und nicht geschlossen, miner. H 2—3 cm.

Wegen der raschen Verarbeitung finden zerkleinernde Arthropoden *(b, d)* nicht überall oder nur zeitweise Lebensmöglichkeit. Ihr Kot wird sofort von Regenwürmern *(h)* übernommen, die außerdem Blätter in den Boden ziehen und direkt verzehren müssen. Wegen starker Mikrobentätigkeit bleibt die an organischen Stoffen reiche, mineralische H-Schicht dünn; dort drängt sich deshalb das Leben der bodenbewohnenden Oligochaeten *(j, k)* zusammen. Die Tiefe wird vor allem von den stärkeren Wurmarten, weniger von wühlenden Tieren *(l)* erschlossen.

Röhren mit Kot befestigt werden, erfolgt hierdurch eine – wenn auch geringe – Vermischung der Substanzen. Bei stärkerer Auflage bleibt dieser Wurm aber auch ganz in der F-Schicht und bildet damit einen Übergang zu den unter *e* genannten Arten. In ungünstigen Fällen wird die relative Bedeutung des Prozesses *e* immer größer, durch welchen die mikrobielle Zersetzung nicht wesentlich gefördert wird.

Die über dem Mineralboden abgesetzten Kotformen lassen sich nur in beschränktem Maße unterscheiden. Im Wald erzeugt *Lumbricus terrestris* die größten Kothaufen. Die *Lumbricus*-Arten stoßen oft größere Mengen auf einmal aus und drücken sie ineinander. Je nach den Eigenschaften der Masse entstehen Haufen aus verklebten Würsten oder groben, kaum zusammenhängenden Brocken (Abb. 1, 13–15 und 20). Darin stecken oft Blätter, Zweige, Steine usw., die zufällig an der Stelle lagen. *Allolobophora* und *Dendrobaena* dagegen unterbrechen das Koten meistens rhythmisch, so daß aus Material von guter Plastizität sauber getrennte, zylindrische Ballen oder Würstchen entstehen (vgl. *e*). Gutgeformte Kotballen von *A. terrestris* sind größer und schlanker als bei *Dendrobaena* und zeigen oft einen Anusabdruck. Ist die Masse zu weich oder zu spröde, so entstehen ganz unkenntliche Formen, die vom Kot der *Lumbricus*-Jungtiere nicht zu unterscheiden sind; dann läßt sich nur auf die Größe des Tieres, aber nicht sicher auf die Art schließen. Die anderen *Allolobophora*- und *Octolasium*-Arten erzeugen im Wald keine typischen Kothaufen an der Oberfläche.

Im Wald wie im Kulturland wurde festgestellt, daß die Gesamtkeimzahl in den Exkrementen größer ist als im umgebenden Mineralboden (Lit. s. PONOMAREVA, 1962; GILJAROV, 1963; WENT, 1963). Dies ist dadurch zu erklären, daß die Würmer modernde, mikrobiell reich besiedelte Pflanzenreste, nicht nur Mineralerde, fressen (WENT, 1963). Dabei können bestimmte Mikrobengruppen absolut vermehrt und aktiviert werden (STÖCKLI, 1928; BRÜSEWITZ, 1959; PARLE, 1963 a, b; s. auch GILJAROV, 1963). Für viele Mikroorganismen scheinen die Bedingungen hier sehr günstig zu sein; die innige Berührung des organischen mit mineralischem Material im Wurmkot ermöglicht anhaltende Durchfeuchtung und wohl auch bessere Versorgung mit Schwermetallen, welche sie zum Aufbau ihrer Fermente brauchen. Jedenfalls ist im Waldboden zu beobachten, daß die mikrobielle Zersetzung nach der ersten Verarbeitung durch große Regenwürmer rasch fortschreitet. In diesem Effekt besteht die entscheidende Bedeutung dieses Prozesses, der Kennzeichen unserer besten Waldböden ist. Wenn ungünstige Bodeneigenschaften diese leistungsfähigen Arten ausschließen, dann geht die Zersetzung stets langsamer; das kann man auch kleinörtlich in einem sonst günstigen Standort beobachten. Diese Würmer fehlen aber auch, wo die mikrobielle Vorbereitung der Pflanzenreste – durch Klima oder Nährstoffmangel bedingt – unzureichend ist. Dann kann ihre Leistung durch keine andere Tiergruppe ersetzt werden.

Für Grünflächen konnte im großen demonstriert werden, daß nur Regenwürmer die Pflanzenreste schnell genug in eine mineralische H-Schicht überführen können. Nach Aussterben der Regenwürmer infolge Überschwemmungen und unter Obstbäumen, wo sie durch Schädlingsbekämpfungsmittel vernichtet wurden, kam es zur Anhäufung von unvollständig zersetztem Material (RAW, 1962; VAN RHEE, 1963). Solche Auflagen bilden sich auch auf Weideflächen, die bisher von Regenwürmern unbesiedelt blieben, wie im Nordostpolder/Niederlande und in Neuseeland beobachtet wurde (STOCKDILL, 1959; VAN RHEE, 1963).

Schließlich sei noch die Abgabe von Kalzit in den Darm und damit in die Exkremente der Regenwürmer erwähnt. Nur die in L- und F-Schicht fressenden und kotenden Gattungen *Lumbricus* und *Dendrobaena* haben sehr aktive Kalkdrüsen und große Kalzitvorräte (BALTZER, 1956). Zwar wird der Kalk in die gleiche Schicht ausgeschieden, aus der er mit der Nahrung aufgenommen wurde. Es dürfte aber bodenbiologisch günstig sein, daß er nun in kristallinen, langsam löslichen Körnern vorliegt und

„ökonomischer" verbraucht wird als bei seiner feinsten Verteilung in der Laubmasse (PONOMAREVA, 1948, 1962).

Die Bedeutung der Kalkdrüsen bei den Regenwürmern ist immer noch unklar. Neben anderen Theorien ist auch die Annahme unbefriedigend, daß sie zum Neutralisieren von saurem Darminhalt dienen (DARWIN, 1881, S. 50 ff.; STEPHENSON, 1930, S. 107 ff.; DOTTERWEICH, 1933; ROBERTSON, 1936). Hierauf aber geht vermutlich die verbreitete, irrige Meinung zurück, daß Regenwürmer allgemein säureempfindlich sind und darum in sauren Substraten schwach vertreten sind oder fehlen. Das mag bei einigen Arten zutreffen (SATCHELL, 1955; BALTZER, 1955, 1956); im Wald wird dieser Einzelfaktor aber oft von anderen, nicht minder wichtigen überlagert. Auch basenarme und saure Waldböden können eine starke Regenwurmpopulation haben. Sogar in Ackerboden kann unter Umständen der kalkärmere Standort regenwurmreicher sein; das hat WILCKE (1962) auf den Düngeversuchsflächen vom Dikopshof bei Bonn nachgewiesen.



Abb. 15. Exkremente von verschiedenen Regenwürmern *(h)* in der organischen H-Schicht zwischen Steinen der Bodenoberfläche. Die Würmer haben Arthropodenkot *(b, d)*, Blatttrümmer und Aderreste in der F-Schicht gefressen und dort wieder als Kot abgesetzt. — 4:1. — FA Bonndorf/Schwarzwald, Walkehalde Abt. I/80; 15. 9. 1963. — 840 m, NO-Hang; ebene Mulde mit etwas Laubeinwehung; sandiger Lehm aus Granit, Bodenoberfläche sehr steinig; fünf- bis achtjährige Verarbeitung; L und F je 1—2 cm, organ. H 1—2 cm, miner. H zwischen und unter den Steinchen 2—3 cm mit Bleichsandkörnern.

Das Laub wird von Arthropoden *(b, d)* zerkleinert, deren Losung die Regenwürmer *(h)* sofort aufnehmen. Ihre Kotmassen werden noch wiederholt von Regenwürmern durchgearbeitet *(j)*. Weil sie dabei nur in geringem Maße Substanzen verlagern, unterbleibt die Einmischung in den Mineralboden weitgehend. Über und innerhalb der Steinschicht reichert sich unvollständig zersetzte organische Masse an, während sich darunter nur eine schwache mineralische H-Schicht bilden kann.

Es wurde betont, daß die Vermengung von organischem und mineralischem Material nur zustande kommt durch das Zusammenwirken äußerer Faktoren – Wind, Regen, Tierbewegungen an der Erdoberfläche usw. – und der Fraßtätigkeit der Würmer. Diese Vermengung kann trotz starker Besiedlung mit großen Regenwürmern

ausbleiben, wenn die Oberfläche statt aus Mineralsubstanz überwiegend aus Holzkohle besteht (beobachtet an ehemaligen Köhlplätzen im Köhlgartengebiet/Schwarzw., FÄ Badenweiler und Schopfheim). An einem anderen Standort wird der Kontakt durch zu großen Skelettanteil verhindert (Abb. 15). Die hier zahlreichen Regenwürmer kriechen zwischen den Steinchen hindurch zur Oberfläche und fressen die von Arthropoden *(b, d)* zerkleinerte Streu. Weil sie ihren Kot im gleichen Bereich absetzen, erfolgt keine Vermischung mit der wenig tiefer beginnenden Feinerde. In beiden Fällen entstehen aus dem Regenwurmkot Schichten von rein organischer Substanz, deren Zersetzung nur langsam fortschreitet; sie neigt stark zum Verpilzen und zum Versauern. Unmittelbar benachbarte Stellen mit besserem Humuszustand zeigen deutlich, wie wichtig der Kontakt mit dem Mineralboden für die mikrobielle Zersetzung ist.

j. Wiederholte Umarbeitung der humosen Erde in der H-Schicht, Anlage von Gängen und Schächten durch alle erdbewohnenden Regenwürmer

Die zunächst an der Oberfläche der H-Schicht abgesetzten Regenwurmexkremente *(h)* enthalten zum Teil oder überwiegend zerkleinerte, verwesende Pflanzenreste und eine reiche Mikroflora. Tieferen Bereichen wird außerdem durch verrottende Wurzeln der Krautflora und Bäume organische Substanz zugeführt. Dieses Material bietet damit vielen Oligochaeten weitere Nahrung. Auch die *Lumbricus*-Arten und *Allolobophora terrestris* (Sav.) leben von dieser Substanz, solange die von ihnen bevorzugte, zerkleinerte Laubmasse (vgl. *h)* fehlt; ebenso ernähren sich zeitweise ihre Jungtiere. Sogar die *Dendrobaena*-Arten halten sich hier gelegentlich auf. Die regelmäßigen und charakteristischen Bearbeiter dieses Materials sind aber die schwächeren *Allolobophora*- und *Octolasium*-Arten und die Enchytraeen, die gesondert *(k)* besprochen werden. An Standorten mit nährstoffreicher Streu nehmen die Regenwürmer die Erde der H-Schicht noch mehrmals auf. Währenddessen werden die Pflanzenreste infolge mikrobieller Zersetzung immer unkenntlicher, so daß sie mikromorphologisch bald nicht mehr nachweisbar sind. In der Kotmasse heben sich dann nur noch Mineralkörner deutlich ab (Abb. 16, 17 und 19).

Solange es ihnen das Bodenklima erlaubt, bewohnen diese schwächeren Arten besonders die nährstoffreichen obersten Bodenschichten, die sie mit reich verzweigten Gängen durchziehen. An günstigen Standorten durchbohren und fressen sie aber auch die Erde tieferer Bereiche. Bei Trockenheit, Hitze und Kälte sind sie dort unten häufiger, doch finden sich auch sonst – besonders in Lehmböden – stets einige Tiere in Tiefen bis unter 1 m. Auch kann man Würmer der Gattung *Allolobophora* in tiefgründigen Böden sowohl dicht unter der Oberfläche als auch bis 2 m tief in ihrem charakteristischen Knotenstadium finden, in dem sie ungünstige Perioden überdauern.

In Gärten und Kulturfeldern suchen die schwächeren *Allolobophora*- und *Octolasium*-Arten auch an der Oberfläche nach Pflanzenresten; der zeitweilige Nahrungsmangel im Boden zwingt sie dazu. Ebenso können alle diese Arten unter solchen Bedingungen an der Oberfläche koten. Im Wald tun sie beides nur selten. Auch andere Bodentiere zeigen unter den weniger natürlichen Bedingungen solcher Flächen ein anderes Verhalten. Das darf man nicht vergessen, wenn die Ergebnisse verschiedener Autoren verglichen werden.

Die Exkremente drücken die Würmer längs ihrer Gänge in die lockere Erde; die – jeweils benutzten – Gänge selbst lassen sie stets offen. Wo der Boden dichter ist, benutzen sie zum Koten auch gern zufällig vorhandene Lücken, die Röhren anderer Regenwürmer, Gänge von Mäusen und Maulwurf, die Hohlräume von dort befind-

lichen Fruchtbechern der Buche, Rindenstücken usw. Nur wenn der Kot fast ohne Widerstand abgesetzt wurde, sind verklebte Würste und Ballen (vgl. *h*) und dazwischen verbliebene Lücken zu erkennen, so daß eine grob-schwammige Struktur entsteht (Abb. 1 und 19). In diesem Fall kann man oft, besonders bei *Allolobophora*-Kot, den Abdruck des Wurmhinterendes erkennen. Meistens aber müssen die Exkremente fest in den Boden eingepreßt werden (Abb. 17). Dann sind sie eine kompakte Masse, die in tonreichem Boden recht hart eintrocknet und in grobe, scharfkantige Polyeder zerfällt (Abb. 1 und 17). Ein nur von Regenwürmern bearbeiteter Waldbodenbereich ist – besonders bei humus- und tonreichem, plastischem Material – dicht und fest und nur von deren Gängen durchzogen; die Lockerung und Krümelung erfolgen durch andere Tiere *(k, l)* und durch Quellung, Schrumpfung und Frost.

Auf ganz frischem Kot ist gelegentlich ein Schleimfilm zu erkennen, der vielleicht zwischen den verklebten Würsten als dünne Lamelle erhalten bleibt. Längs dieser Schleimschicht zerreißt die Masse wahrscheinlich später (Abb. 17), was die polyedrische Form der Bruchstücke verständlich machen würde. Auch dieser Eindruck entsteht am häufigsten bei sehr plastischer Substanz.

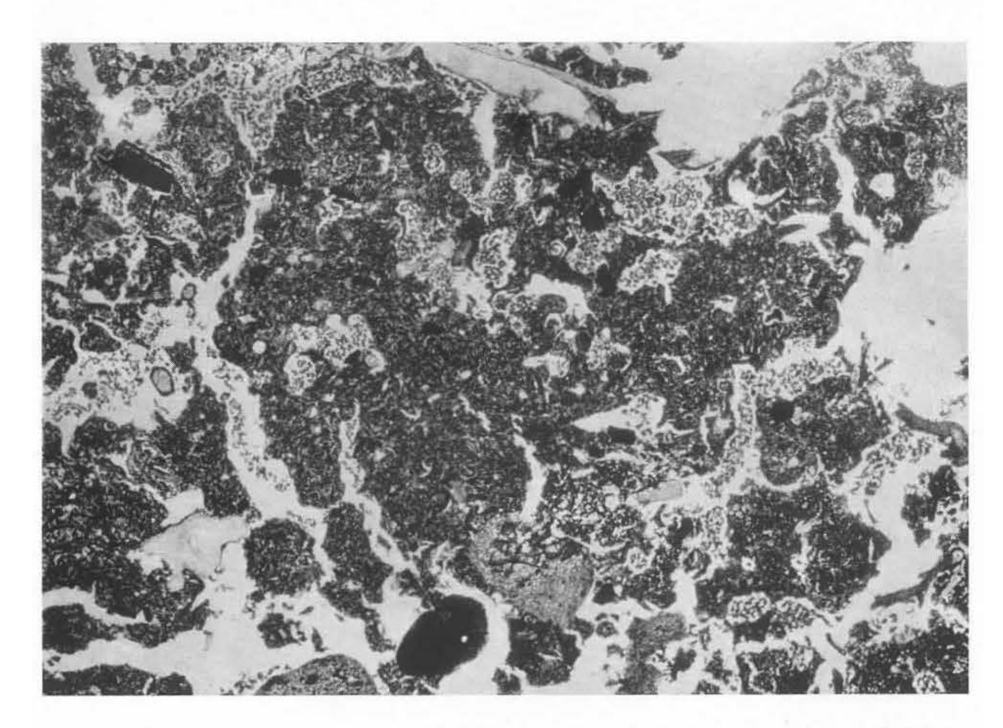


Abb. 16. Älterer Kotbrocken von *Lumbricus terrestris* L. *(j)* in der mineralischen H-Schicht. Der Regenwurm hat Erde gefressen, die bereits weitgehend zersetzte Pflanzenreste enthielt; diese sind darum nicht mehr erkennbar. Durch diese Kotmasse haben sich Enchytraeen *(k)* hindurchgefressen und die Gänge hinter sich mit ihrer Losung gefüllt. Die dadurch eingeleitete Zergliederung in kleinere Krümel ist in den Randteilen erkennbar. (Der Enchytraeenkot enthält mehr organische Substanz und ist darum stärker geschrumpft als die übrige Masse.) — 6 : 1. — FA Ziegenberg/Vogelsberg, Steigersberg Abt. 72/7; 30. 7. 1957. — Gleicher Standort wie Abb. 2.

Die aus älterem Wurmkot hervorgegangene Erde der mineralischen H-Schicht wird von Regenwürmern *(j)* noch wiederholt umgearbeitet, wobei die Pflanzenreste immer mehr verschwinden. Die Zergliederung durch Enchytraeen *(k)* ist eine wichtige Vorarbeit zur Bildung einer guten Krümelstruktur.

Manchmal – besonders im Spätherbst – bringen die Würmer schwach humosen Mineralboden an die Oberfläche. Dieser stammt meistens aus dem Bereich direkt unter der H-Schicht (Abb. 14) und spielt im Wald mengenmäßig keine große Rolle. Gewöhnlich scheiden sie das Material in der gleichen Schicht wieder aus, in der sie es aufnahmen. Nur die dünne Auskleidung der Gänge ist bei *Lumbricus terrestris* und *Allolobophora terrestris* auch in tieferen Schichten häufig humose Kotmasse; die Menge ist aber verhältnismäßig klein. Darüber hinaus findet eine Verschleppung in andere Tiefen nur in geringem Maße statt und ist wohl meistens dadurch bedingt, daß keine Gelegenheit zum Koten war. Durch Regenwürmer wird Erde verschiedener Schichten im Laubwald nur in Ausnahmefällen über mehr als 3 bis 4 cm wirksam miteinander vermischt (vgl. ZACHARIAE, 1962, Abb. 3). Darum genügt im Fall der Abb. 15 der Skelettreichtum an der Bodenoberfläche, um die Berührung der organischen Masse mit Mineralerde zu verhindern; die Regenwürmer selbst kriechen dort ungehindert zwischen den Steinchen hindurch. Auch die Verschlämmung von Humuserde bei Regen in nach unten führende Wurmgänge hat im Wald wenig Bedeutung.

Wie gering die Durchmischung ist, zeigen auch die Beobachtungen von WITTICH (1963, S. 38 f.) an aus Löß entwickelten Parabraunerden. In diesen entsteht bei Regenwurmarmut zwischen Tonausschlämmungs- und Einschlämmungshorizont eine scharfe Grenze, über der sich im Extremfall das Wasser staut. In einem Standort mit ungewöhnlich reicher Regenwurmfauna (dem Beispiel von Abb. 17 benachbart) ist diese Grenze selbst verwischt und die Gefahr der Wasserstauung vermieden. Eine weitere Verlagerung von Material fand aber nicht statt, wie die Analysen beweisen. Die Tonsubstanz nimmt infolge der Durchschlämmung gleichmäßig nach unten zu, und der Humusgehalt des Oberbodens verringert sich bis 15 cm Tiefe auf ein Drittel. Die Regenwürmer konnten diese Profildifferenzierung nicht stören.

Werden die Tiere in Glasgefäßen gehalten, so läßt sich wohl eine starke Durchmischungstätigkeit demonstrieren (FRANZ, 1942, 1950, S. 43 ff.; PONOMAREVA, 1953; SPANNAGEL, 1954). Bei solchen Experimenten sind die Würmer aber in der horizontalen Bewegung behindert. Außerdem haben sie beim Koten bald Schwierigkeiten; im Laboratorium fehlen die vielen Vorgänge, welche den Waldboden locker halten *(k, l)*. Das Muster, welches humoses und rein mineralisches Material bis zum Boden der Versuchsgefäße bilden, gibt es im Waldboden nur in einer dünnen Grenzschicht.

Unter Grünland wird oft sehr viel Humuserde als Gangauskleidung in die Tiefe gebracht (WILCKE, 1953; HOEKSEMA, JONGERIUS und VAN DER MEER, 1957). Dieser Effekt ist in fast allen Waldstandorten geringer. Das bedeutet nicht, daß die Bedingungen für Regenwürmer dort allgemein schlechter sind; vielmehr sind die Würmer unter den Verhältnissen des Wiesenbodens zu einem anderen Verhalten gezwungen.

Zum Vermischen verschiedener Horizonte des Waldbodens tragen die Regenwürmer also wenig bei. Im kleinen aber setzen sie jetzt die innige Vermengung organischer mit mineralischer Substanz fort, die mit dem Prozeß *h* begonnen wurde. Sie kneten die Masse durch mit Muskeln um Schlund und Magen und infolge der Kriechbewegung auch im Darm. Damit wird die Tätigkeit der Mikroorganismen begünstigt (vgl. *h)* und zugleich die Voraussetzung zur Bindung von Huminstoffen an mineralische Kolloidbestandteile geschaffen. Die Würmer sorgen auch in festem Erdreich für Lüftung und Dränage und erleichtern den Baumwurzeln das Vordringen in dichte Bodenschichten; sie haben allein dadurch größten Wert. Nur Regenwurmröhren durchziehen den ganzen Waldboden in engem Netz; die von Schnecken, Mistkäfern, Maulwurf, Mäusen usw. wirken sich meistens nur kleinörtlich aus. Übereinstimmend mit WILCKE (1953) wurde in vielen Waldstandorten festgestellt, daß ein dichtes Röhrennetz unter der Oberfläche des Mineralbodens nur von den schwächeren *Allolobophora*- und *Octolasium*-Arten stammt. Mit einzelnen Gängen dringen *A. caliginosa*, *A. rosea* und die *Octolasium*-Arten wohl auch in die Tiefe – manchmal bis unter 1 m

– vor. Die großen, oft tiefer als 2 m senkrecht hinabführenden Schächte werden nur von *Lumbricus terrestris* und *Allolobophora terrestris* angelegt.

Eine „biogene Kalkung" ist hier weniger zu erwarten als beim Prozeß *h;* die *Allolobophora-* und *Octolasium*-Arten, welche vorwiegend im Mineralboden koten, führen nur geringe Kalzitreserven (BALTZER, 1956).

Den Regenwürmern wird ein großer Einfluß auf die Synthese von Huminstoffen zugeschrieben. Nach LAATSCH (1948) und WITTICH (1952, S. 15 f.) herrschen in ihrem Darm und Kot dafür optimale Bedingungen. Es wäre nötig, daß diese wichtige Funktion unter den wirklichen Bedingungen des Waldbodens untersucht würde. Eine Zunahme von Huminstoffen konnten SACHTLER (1958), KURČEVA (1960) und DUNGER (1963) nicht bestätigen. Die viel zitierten Untersuchungen von L. MEYER (1943) entsprechen nicht den Verhältnissen des Waldbodens, und gegen jene von FRANZ (1943) und FRANZ und LEITENBERGER (1948) werden methodische Einwände erhoben (VAN DER DRIFT, 1951; DUNGER, 1958 b). Wahrscheinlich ist die Huminstoffbildung mehr eine Folge der Mikrobentätigkeit, welche durch die Regenwürmer in beiden Prozessen h und j gefördert wird und dann wohl auch im Kot – außerhalb des Darmes – stattfindet.

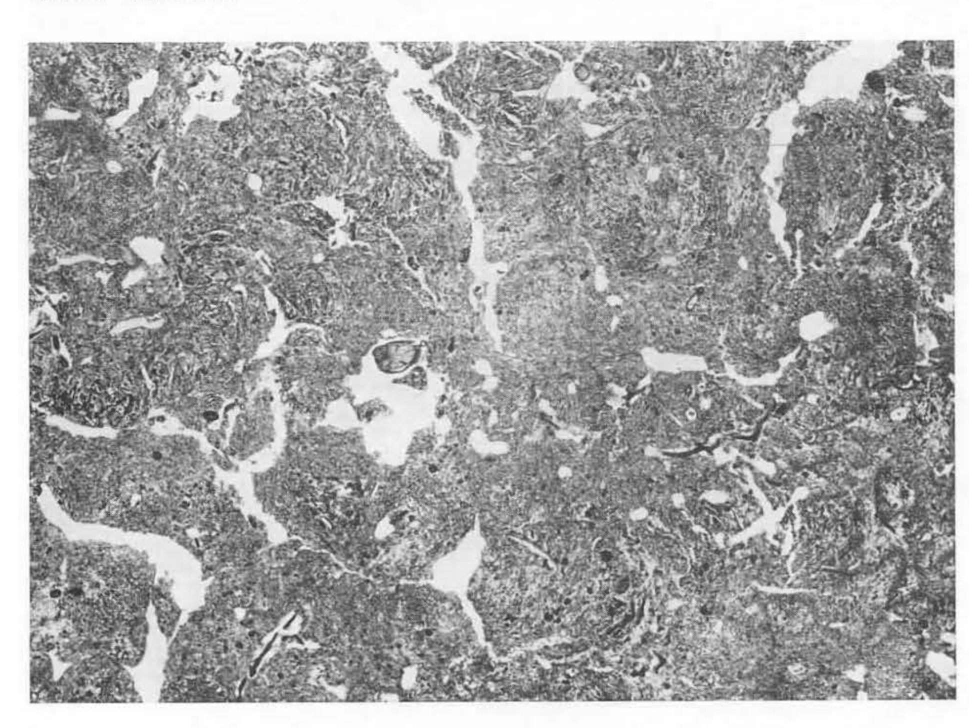


Abb. 17. Kotmassen von *Allolobophora*-Arten *(j)* in der unteren mineralischen H-Schicht. Diese haben die aus älterem Wurmkot hervorgegangene Erde gefressen und wieder im gleichen Bereich abgesetzt. Die Exkremente wurden in den ziemlich festen Boden gepreßt. Dabei ordneten sich die Mineralkörnchen mit ihrer Längsrichtung in der Fließrichtung der Masse; so entstand die auffällige Feinstruktur. (Die großen Spalten sind durch Trocknung entstandene Schwundrisse.) — 6 : 1. — Fbz. Badenweiler/Schwarzwald, Gdw. Auggen, Steinacker Abt. I/4; 5. 6. 1963. — 380 m, flacher O-Hang; Lehm aus Löß über Muschelkalk; Verarbeitungszeit etwa ein Jahr; nur zeitweise geschlossene Streudecke, miner. H 2—3 cm.

Streufressende Arthropoden *(b, d)* können sich nur an Stellen mit Laubeinwehung halten. Die starke mikrobielle Vorzersetzung ermöglicht den Regenwürmern *(h),* fast alles Laub direkt zu verarbeiten. Weil die Zersetzung der Pflanzenreste in der Erde rasch erfolgt und die dünne mineralische H-Schicht von Regenwürmern weiter intensiv durchgearbeitet wird *(j),* kommen die zergliedernde Tätigkeit der Enchytraeen *(k)* und die Lockerung durch Bodenwühler *(l)* kaum zur Geltung.

Unter dem Einfluß der Regenwürmer sollen schließlich auch die Tonhumuskomplexe gebildet werden und Koppelungen zwischen Huminstoffen und Eisen- und Aluminiumhydroxyd stattfinden (LAATSCH, 1950); diese Verbindungen stellen besonders stabile Nährstoffvorräte dar und verbessern auch das Bodengefüge. Ihre Entstehung ist bei diesem Prozeß *j* am wahrscheinlichsten, weil hier stets organische und Mineralsubstanz gemischt verarbeitet werden. Es muß aber betont werden, daß alle Vorstellungen von der Bildung dieser Stoffe auf Experimente unter künstlichen Umständen zurückgehen (SIEGEL und MEYER, 1938; L. MEYER, 1941, 1943; SACHTLER, 1958); unter den Bedingungen des Waldbodens wurde dieser wichtige Vorgang noch nicht erforscht.

Die wasserhaltende Kraft der Regenwurmerde ist größer als bei unbearbeitetem Boden (GUILD, 1955). Auch die Aggregatstabilität ist höher (SWABY, 1949; FINCK, 1952; PONOMAREVA, 1953; GUILD, 1955); dies ist Voraussetzung für eine gute Krümelstruktur. Zum Teil beruht das wohl darauf, daß Regenwurmkot gewöhnlich mehr organische Substanz enthält als der umgebende Boden, denn die Tiere wählen ihre Nahrung danach aus. Eine absolute Erhöhung der Stabilität ist vor allem auf Schleimstoffe der Mikroorganismen und Lebendverbauung durch letztere zurückzuführen (Lit. s. SCHEFFER und ULRICH, 1960, S. 204 ff.). Dafür spricht auch die Feststellung von PARLE (1963 b), daß die Stabilität in frischer Kotmasse zunächst noch zu- und nach zwei Wochen wieder abnimmt. Wenn die Würmer selbst Schleimstoffe in ausreichender Menge hinzufügen und wenn in ihrem Darm oder Kot wirklich organomineralische Verbindungen entstehen, so könnte auch das noch mitwirken.

Ungeachtet dieser Unklarheiten ist Erde aus Regenwurmkot ein günstiger Nährboden für Pflanzen. Für die Landwirtschaft haben das zahlreiche Autoren in Gefäßversuchen demonstriert (Lit. s. KOLLMANNSPERGER, 1956; ZRAŽEVSKIJ, 1957; SACHTLER, 1958; SATCHELL, 1958; PONOMAREVA, 1962) und bei Grünland und Obstgärten sogar im Freien bewiesen (HOEKSEMA, JONGERIUS und VAN DER MEER, 1957; STOCKDILL, 1959; VAN RHEE, 1963). Diese Ergebnisse dürfen wohl auf den Waldboden übertragen werden. Im Laubwald kann man beobachten, daß in Wurmkot nach wenigstens einmal wiederholter Darmpassage schon die Wurzeln raschwüchsiger Bodenkräuter eindringen, z. B. *Circaea lutetiana* L., *Dentaria bulbifera* L., *Oxalis acetosella* L., *Geranium robertianum* L., *Impatiens noli-tangere* L., *Mercurialis perennis* L., *Stellaria nemorum* L., *Lamium galeobdolon* (L.) Cr., *Asperula odorata* L., *Carex silvatica* Huds., *Poa nemoralis* L., *Melica uniflora* Retz. u. a. Auch das deutet auf den hohen biologischen Wert der Exkremente hin.

Diese Regenwürmer finden – wie die beim vorigen Prozeß *h* beteiligten – in tiefgründigen, nährstoff- und tonreichen Waldböden beste Lebensmöglichkeit, sind aber auch in vielen anderen Standorten vertreten. Oft werden die beschriebenen Leistungen im Wald nur von den anspruchsloseren Arten *Allolobophora caliginosa* (Sav.) und *A. rosea* (Sav.) bewirkt. In sandigem oder staunassem Boden ist die Besiedlung gering. Bei sehr ungünstigen Bedingungen wird ihre Leistung teilweise oder völlig durch die Tätigkeit der Enchytraeen *(k)* ersetzt.

k. Verarbeitung von humoser Erde und Pflanzenresten in der H-Schicht zu feiner Losung, Zergliederung kompakter Regenwurmexkremente durch alle erdbewohnenden Enchytraeen

In der Erde der H-Schicht, welche aus den Exkrementen der Regenwürmer *(h, j)* hervorging, leben auch regelmäßig Enchytraeen. An reich besiedelten Standorten teilen sie den Arbeitsbereich mit jenen; ihre Bedeutung für den Waldboden ist aber grundsätzlich anders.

Die bei diesem Prozeß beteiligten Arten sind zum Teil die gleichen wie die unter *c* und *e* genannten; genaue Beobachtungen über die Verhaltensweise der einzelnen Arten fehlen noch. Sie bohren und fressen winzige Gänge in die humose Erde, die schon einmal durch den Darm von Regenwürmern gegangen war (Abb. 1 und 16). Die eigentliche Nahrung sind auch für sie zweifellos die Abbauprodukte der organi-

schen Reste und die Mikroben daran. Weil ihre Bißgröße wesentlich kleiner ist als bei den kleinsten Regenwürmern, fressen sie nicht so viel Mineralsubstanz mit wie jene. Sie wählen die in die Erde eingeschlossenen Pflanzenreste aus und folgen ihnen; hinter sich füllen sie die Gänge mit Losung, die gewöhnlich reicher an organischer Substanz ist als die Umgebung (Abb. 16). Im Gegensatz zur von den Regenwürmern *(h, j)* bewirkten innigen Vermengung kann man also geradezu von einer Entmischung sprechen. Diese erfolgt freilich in so kleinen Dimensionen, daß sie wohl kein Nachteil für die mikrobielle Zersetzung ist.

In Schichten, wo die amorphe Humussubstanz schon völlig mit feinsten Mineralteilchen vermischt ist, unterbleibt diese Trennung selbstverständlich. In solchem stark humosen Lehm ist die Form der Losung besonders deutlich. Die Enchytraeen erzeugen winzige Würstchen. Zerbrechen diese bei spröderer Masse, so entstehen Zylinderchen, die kaum länger als ihre Durchmesser sind. Meistens, besonders wenn überwiegend Pflanzenreste verzehrt wurden, ist keine bestimmte Form zu erkennen; dann sind nur die einheitliche Größe und die Anordnung charakteristisch (Abb. 16 und 19). Nach

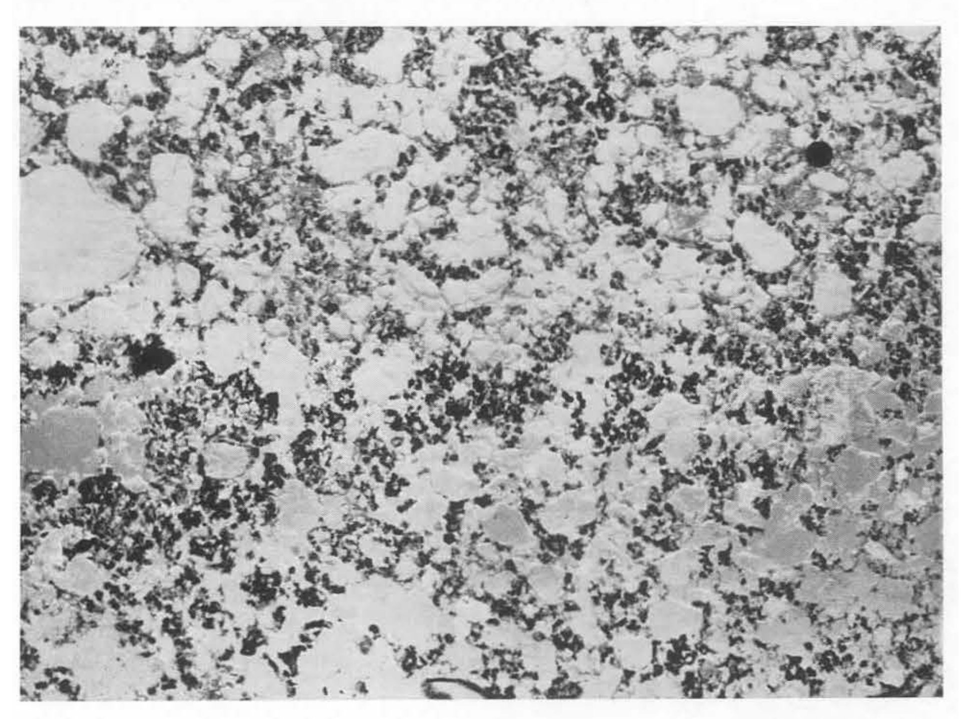


Abb. 18. Losung von Enchytraeen *(k)* zwischen Sandkörnern in der mineralischen H-Schicht. (Die Sandkörner wurden durch schräge Beleuchtung sichtbar gemacht.) Die Würmer haben modernde Kotmasse von Tipulidenlarven *(d)* und Regenwürmern *(h)* sowie älteren Enchytraeenkot in der H-Schicht gefressen. — 20 : 1. — FA Friedrichsruh/Sachsenwald, Söhren Abt. 73; 30. 3. 1962. — 55 m, eben; sandiger Lehm aus glazialem Geschiebe; vier- bis sechsjährige Verarbeitung; L 2 cm, F 2—3 cm, organ. H 0,5—1 cm, miner. H 2—3 cm mit Bleichsandkörnern.

Die Zerkleinerung besorgen regelmäßig Tipulidenlarven *(d)* und in manchen Jahren auch kleinere Dipterenlarven *(b)*. Ihre Kotmasse wird von streubewohnenden Enchytraeen und kleinen Regenwürmern *(e)* gefressen, deren Losung zusammen mit zerfallenem Arthropodenkot die organische H-Schicht bildet. Diese wird nur von *Lumbricus rubellus* Hoffm. *(h)* weiterverarbeitet. Nur langsam kommt das organische Material in den Boden; dort wird es zusammen mit feiner Mineralsubstanz von Enchytraeen *(k)* zu körniger Losung zwischen den Sandkörnern geprägt.

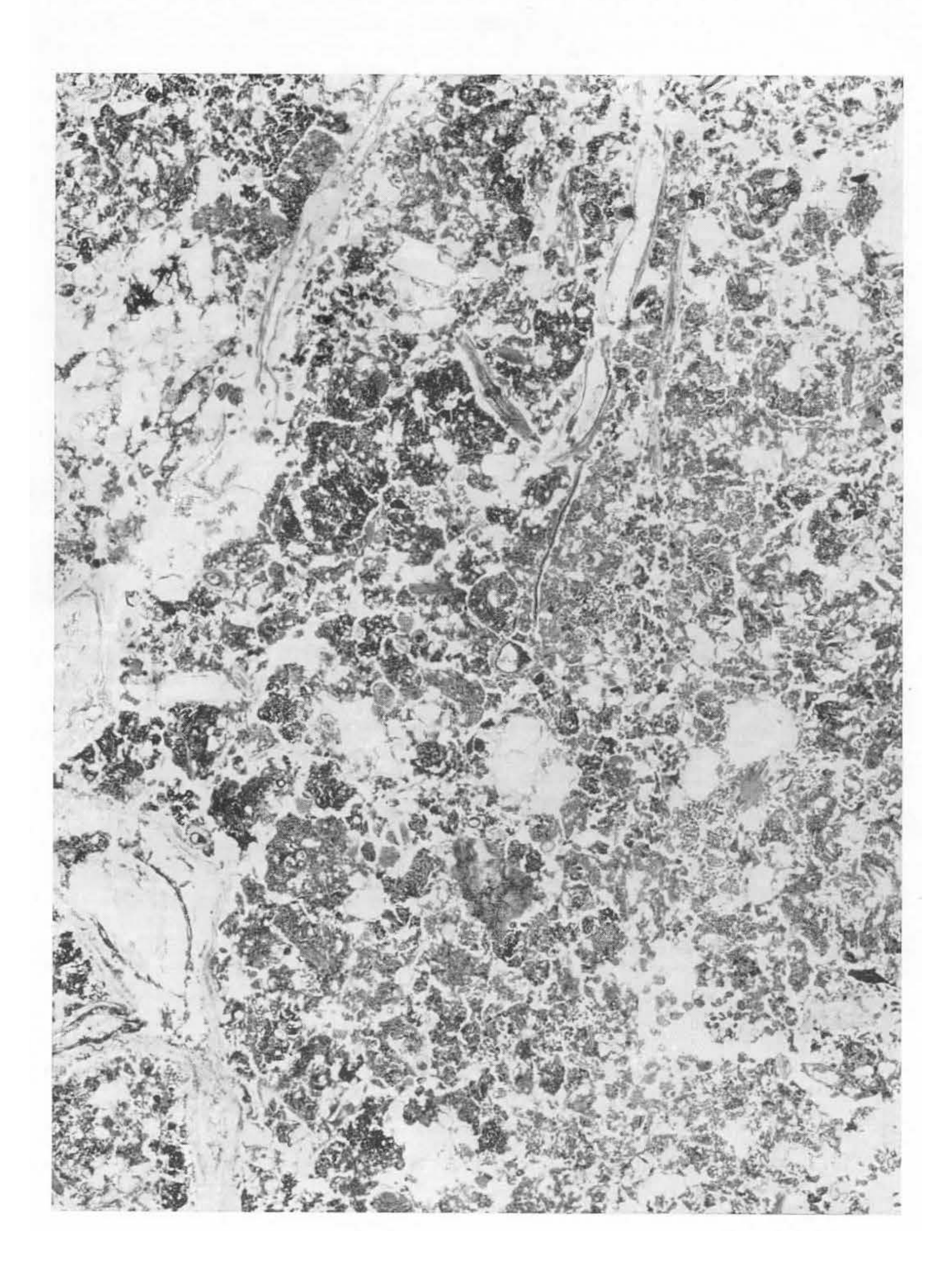
TRAPPMANN (1954) ist es wahrscheinlich, daß die Enchytraeenlosung ähnlich wie die von Regenwürmern (vgl. *j)* eine höhere Krümelstabilität hat als unbearbeiteter Boden. Eine Durchmischung des Bodens erfolgt bei dieser Tätigkeit nicht. Die Substanzen werden meistens an fast der gleichen Stelle wieder abgesetzt, nachdem sich der Wurmkörper darüber hinwegbewegte (ZACHARIAE, 1964).

Im Innern großer Brocken bleiben die Enchytraeen eine Zeitlang vor Austrocknung geschützt, gegen die sie sehr empfindlich sind (NIELSEN, 1955 a, b). Viele suchen bei Trockenheit oder Frost auch tiefere Schichten auf, die sie dann in gleicher Weise bearbeiten. Soweit in der Tiefe noch organische Stoffe und daran lebende Mikroorganismen vorhanden sind, ist auch die feine Losung der Enchytraeen zu finden, deren Mineralanteil entsprechend zunimmt. Die Enchytraeenspuren werden in der nährstoffreicheren H-Schicht immer wieder von den Regenwürmern *(j)* verwischt; dort sind darum meistens nur einzelne frische Bohrgänge deutlich zu erkennen, während in der Tiefe die groben Bröckel immer weiter durch losungserfüllte Gänge und Lücken zerteilt werden. Dies täuscht in günstigen, lehmigen Böden eine wesentlich stärkere Tätigkeit der Enchytraeen in der untersten H-Schicht und in tieferen Bereichen vor (Abb. 19); sie ist aber auch in den obersten 2 bis 3 cm groß und wird dort nur – wie die der Regenwürmer – durch vorübergehende Trockenheit unterbrochen. Auf diese Weise, zusammen mit den unter *l* beschriebenen Vorgängen, wird die Gliederung von tonreichen und an sich schweren Waldböden in lockere Krümel erzeugt und erhalten. Die Leistung der Regenwürmer nimmt – wohl wegen der geringeren Mikrobentätigkeit – vom Herbst bis zum Frühjahr ab, während die anspruchsloseren Enchytraeen auch in den kalten Monaten noch länger sehr aktiv sind. Dementsprechend kann man an solchen Standorten oft einen jahreszeitlichen Wechsel in der Struktur der obersten Bodenschichten feststellen.

In basenreichen Lehmböden unter optimalem Klima kann der mikrobielle Abbau der organischen Substanz im Boden so rasch erfolgen, daß die Enchytraeen nur im 2 bis 3 cm tiefen Bereich der mineralischen H-Schicht Nahrung finden. Dort drängt sich aber auch die in solchem Fall zahlreiche Regenwurmfauna zusammen und setzt die gesamte Erde immer wieder in frischen Kot um (s. Text zu Abb. 14). Dann findet man kaum Spuren von Enchytraeen im Boden, obwohl diese reichlich vorhanden sind (Abb. 17; vgl. ZACHARIAE, 1964, Abb. 6). Dagegen überwiegt die Enchytraeenlosung auch in solchen Flächen an Stellen, wo Steine oder Baumwurzeln den Zugang der Regenwürmer erschweren (Abb. 1).

Je geringer die Leistung der Regenwürmer ist, um so deutlicher tritt die Losung der Enchytraeen in Erscheinung, weil sie nicht mehr umgearbeitet wird. In sandigem Lehm sind dann zwischen den sauberen Sandkörnern alles feinere organische Material, Ton und Schluff zu Enchytraeenlosung geformt (Abb. 18; vgl. ZACHARIAE, 1964, Taf. B 1; vgl. auch VAN DER DRIFT, 1964). Dieser Zustand ist sehr verbreitet in weniger günstigen Böden mit vier- bis achtjähriger Verarbeitung (s. auch Text zu Abb. 9 und 11). Bei ungünstigen Verhältnissen, wenn erdbewohnende Regenwürmer *(h, j)* weitgehend fehlen, fressen sie schon den modernden Arthropodenkot *(b, d)* und wandeln ihn in ihr Kotpulver um; damit geht dieser Prozeß in den bei *e* beschriebenen über. Eine Vermischung mit dem Mineralboden findet auch dabei nicht statt; es kommt dann stets zur Ausbildung einer organischen H-Schicht, die sehr mächtig werden kann. Darauf folgt die mineralische H-Schicht, wo die Losung zwischen den Sandkörnern mit zunehmender Tiefe immer mehr Mineralsubstanz enthält. Im Nadelwald ist dieser Fall noch häufiger (vgl. ZACHARIAE, 1962, Abb. 6, und 1964).

Auch unter den erdbewohnenden Oligochaeten stellen die Enchytraeen die anspruchslosesten Arten. Sie können bei nährstoffarmer Streu, über anstehendem Gestein, hohem Grundwasserspiegel und in grobsandigem Boden leben; manche Arten können auch einfrieren. Sie brauchen nur ein anhaltend feuchtes Mikroklima; in



rechts) erkennt man ältere, die von Enchytraeen *(k)* zergliedert wird (Mitte links). Unten Mitte überwiegt Enchytraeenlosung; daneben liegen Krümel, die von wühlenden Tieren *(l)* gerundet und gelockert wurden. — 8:1. — FA Zwiesel-Ost/Bayer. Wald, Dachshütte Abt. VI/8a; 28. 7. 1960. — 780 m, SW-Hang; sandiger Lehm aus Gneis; zwei- bis dreijährige Verarbeitung; L und F je 1 cm, miner. H 2—3 cm.

Die Streu wird von Arthropoden *(b, d)* zerkleinert und von großen Regenwürmern *(h)* zu humoser Erde umgeformt; die Weiterverarbeitung durch Regenwürmer *(j)* und Enchytraeen *(k)* erfolgt regelmäßig. Stellenweise treten auch die Prozesse *c, e, f* stärker in Erscheinung. Mit den überall vorhandenen Gruppen *a* und *g* ist die „Garnitur" hier ebenso vollständig wie bei Abb. 2; nur Wohndichte und Artenzahl sind allgemein geringer. Die Zergliederung durch Enchytraeen *(k)* und die Wühlarbeit zahlreicher Bodentiere *(l)* erhält ständig eine biologisch günstige Krümelstruktur.

trockenen Sommern geht ihre Zahl stark zurück, und an vielen Standorten entwickeln sich die meisten Jungtiere in den regenreichen Herbstmonaten (TRAPPMANN, 1954; NIELSEN, 1955 a, b). In sommertrockenen Waldböden leisten sie während der kalten und niederschlagsreichen Jahreszeiten am meisten; sie sind auch bei mildem Winterwetter, unter der gefrorenen Streuoberfläche und unter dem Schnee in getautem Boden tätig.

Zur Vermischung von organischer und mineralischer Substanz tragen die Enchytraeen also nicht bei; das Material bleibt an der Stelle, wo es sich vor der Aufnahme durch diese Würmer befand. Ob sie die Bildung beständiger Humusstoffe fördern, ist nicht bekannt. Einer stärkeren Aktivität von Enchytraeen geht immer die Leistung von Regenwürmern *(h, j)* oder mindestens die von Arthropoden *(b, d)* voraus. Wo Regenwürmer fehlen, können die Enchytraeen anscheinend die Zersetzung nicht beschleunigen. In günstigen Humusbildungen besteht ihre große Bedeutung darin, daß sie die festen Regenwurmexkremente auflösen und eine lockere Krümelstruktur des Waldbodens erhalten helfen.

l. Lockerung und Durchmischung der Erde durch alle im Boden grabenden und wühlenden Tiere

Bei sehr stabilem und plastischem Bodenmaterial zerfallen die Regenwurmexkremente zunächst in unregelmäßige, eckige und manchmal scharfkantige Bröckel (Abb. 1); hierzu führen die von den Enchytraeen *(k)* vorbereitete Zergliederung, vielleicht auch die Frostgare während des Winters und Schwundrisse beim Trocknen. Die vielen im Boden grabenden und wühlenden Tiere runden diese Bröckel im Laufe der Zeit ab, zerteilen die größeren und verbacken die kleinsten miteinander. Hieran beteiligen sich alle streufressenden Arthropoden, wenn sie auf der Flucht vor Trockenheit, zu Brutgeschäft oder Winterquartier in den Boden kriechen, und auch Chilopoden (Tausendfüßler) und Käfer, wie Carabiden und Staphyliniden, die als Räuber sonst keine unmittelbare Bedeutung für die Humusbildung haben. Erheblichen Anteil haben daran auch die an den Wurzeln lebender Pflanzen fressenden Insektenlarven und alle Insekten, welche den Boden nur zu Fortpflanzung und Brutpflege, Puppenruhe oder Überwinterung aufsuchen; nach BUCKLE (1923) haben 95 % aller Insekten mindestens ein bodenbewohnendes Stadium. Auch Mäuse und Maulwurf tragen dazu bei; sie durchwühlen sogar tiefere Schichten bis mehr als 1 m hinab.

Das Ergebnis dieser Bearbeitung sind mehr oder weniger gerundete Aggregate, die ein Kennzeichen für die ideale Struktur eines Waldbodens sind. Man findet alle

Übergänge von eckigen bis zu ganz runden Formen nebeneinander, dazwischen zerbrochene Krümel, kleinere und neu miteinander verklebte Teilchen (Abb. 19). Der jeweilige Strukturzustand entspricht dem Verhältnis zwischen dem verdichtenden Einfluß von Niederschlägen und Regenwürmern (vgl. *j)* und den hier und unter *k* genannten Lockerungswirkungen. Dieses Verhältnis verschiebt sich im Laufe der Jahreszeiten infolge wechselnder Wettereinflüsse und der Reaktion der Tiere darauf; der Strukturzustand ändert sich darum an reich belebten Standorten. Meistens sind die Aggregate oberflächlich mit feinen Körnchen besetzt, die sich auch in den Lückenräumen sammeln (Abb. 19). Das sind zum kleineren Teil losgeriebene Partikel, vorwiegend aber Enchytraeenlosung *(k)*, die nun überall hin verteilt ist. Bei optimalen Bedingungen – stark humoser, tonreicher Erde mit reicher Tierbesiedlung – wird diese Struktur von der Oberfläche der mineralischen H-Schicht abwärts zunächst deutlicher und verliert sich dann wieder, um bei 15 bis 30 cm langsam in den dichteren Unterboden überzugehen. Dort unten nimmt nicht nur der „Verkehr“ von Tieren ab, sondern auch der Humusgehalt, der zur Plastizität des Materials wesentlich beiträgt. Die Rundung der Aggregate ist am vollkommensten an Stellen, die besonders stark durchwühlt wurden, z. B. auf dem Boden von Mäusegängen, in Maulwurfshaufen, in der Umgebung von *Glomeris*-Gelegen, von Puppenwiegen und Winternestern der Lauf- und Hirschkäfer (Carabiden und Lucaniden), in der vom Mistkäfer *(Geotrupes)* bei der Brutpflege heraufbeförderten Erde usw. Das Ergebnis einer so starken Bearbeitung der Krümel ist bei Zachariae (1962, Abb. 1) dargestellt.

Auch längs der Wurzeln von Bodenkräutern ist diese Struktur besonders deutlich, weil dies ein von vielen Arthropoden bevorzugter Weg ist. Oft hat man den Eindruck, daß zunächst die Wurzel in Spalten und Risse festen Bodens vordringt. Wegen der absterbenden Epidermiszellen und der sich dort ansiedelnden Mikroben folgen Oligochaeten *(j, k)*, Collembolen und Milben *(g)*; sie ziehen wiederum Räuber nach sich. Durch das zunehmende Tierleben wird die Erde um die Wurzel herum immer mehr gelockert.

Schlecht oder gar nicht ausgebildet ist diese Struktur unter flachen Steinen (Abb. 1) und an einzelnen Stellen, die nach allen Seiten durch Steine oder dicke Baumwurzeln abgesperrt sind. Schwere lehmige und tonige Böden behindern den „Verkehr“ der wühlenden Fauna. Hier ist die vorbereitende Zergliederung durch Enchytraeen *(k)* besonders wichtig, denn nur in leichten Böden liefern die Regenwurmexkremente von vornherein lockere Krümel. Wenn – wegen günstiger Zersetzungsbedingungen – die saprophagen Tiere nur in den obersten Zentimetern Nahrung finden (vgl. *k)* und als Folge davon sich auch die Räuber dort zusammendrängen, kann eine Bearbeitung tieferer Schichten fast ganz unterbleiben. Diese sind dann wohl von den Gängen der Regenwürmer durchzogen, die ja bei Trockenheit und zur Winterruhe nach unten ausweichen, aber jene ideale Krümelung fehlt (s. Text zu Abb. 14 und 17). Schließlich ist solche Lockerungsarbeit bei Staunässe nicht zu erwarten. In sandigen Böden kann jene Struktur nicht entstehen, weil die nötige Krümelstabilität fehlt (Abb. 18).

Die Vermischung von Material verschiedener Schichten ist in den meisten Fällen geringfügig. Einzelne Arten, z. B. die Mistkäfer und die Wegschnecke *Arion empiricorum* Fér., transportieren kleine Mengen Erde immerhin über mehrere Zentimeter Tiefenunterschied. In größerem Umfang lagern Mäuse und Maulwurf die Erde um. Mit einstürzenden Mäusegängen wird Streumaterial in den Mineralboden gebracht. Der Maulwurf verschüttet zudem viel Laub mit der ausgeworfenen Erde; wo diese Säuger zahlreich vorkommen, stören sie die Schichtenfolge des Bodens in stärkerem Maße als die Regenwürmer.

Mit dieser ständigen Lockerung werden das Porenvolumen, die Größe der Lückenräume und die Krümeloberfläche auf günstigen Werten gehalten. Dies begünstigt die

Respiration von Pflanzenwurzeln und Bodenorganismen. Austrocknung und Wärmeleitfähigkeit werden herabgesetzt, so daß Schwankungen der Witterung im Boden gemindert werden. Voraussetzung für diese ideale Struktur sind neben der bodendurchwühlenden Fauna ein staunässefreier Boden mit mildem, humosem Lehm, der plastische Eigenschaften hat und stabile Krümel bildet. Wo diese Bedingungen nicht erfüllt sind, beobachtet man alle Übergänge bis zu zwei Extremen: dem schweren, tonigen Boden, in welchem die wenigen Tiergänge und von Pflanzenwurzeln geschaffenen Lücken keine Verbindung miteinander haben, und dem leichten, sandigen Boden, wo die feine, humose Substanz zwischen den gröberen Mineralkörnern ungeformt oder als Enchytraeenkot *(k)* verteilt ist (Abb. 18).

6. Räumliche und zeitliche Verteilung der Tierspuren

6.1 Horizontale Verteilung

Die horizontale Verteilung der Tierspuren im Waldboden blieb bisher unberücksichtigt; nur in Abb. 1 ist ihre Ungleichmäßigkeit angedeutet. An solchem Standort mit optimalem Humuszustand und vollständiger „Garnitur" leistungsfähiger Bodentiere, dessen L- und F-Schicht je eine Laubgeneration enthalten, können unmöglich alle Prozesse flächenhaft verwirklicht sein. Vielmehr hat man ein weitläufiges Mosaik der Tierspuren vor sich, während man die organischen Schichten bis zum Mineralboden absammelt (Abb. 20). Es entsteht zum Teil durch örtlich wechselnde äußere Umstände, wie Bodenunterschiede, Sonneneinstrahlung, Regentraufe von Bäumen, Laubverwehung, die Entwicklung von Bodenkräutern und Pilzmyzelien, Huftritt und Scharren des Wildes, den Einfluß von dessen Losung und Urin usw.

Vor allem ist jenes Mosaik aber vom Verhalten der Bodentiere bedingt. Die Enchytraeen und kleinen Regenwürmer der L-Schicht *(c)* fressen und koten in der Umgebung des Wohnplatzes, der ihnen bei Trockenheit Schutz bietet. Gesellig lebende Dipterenlarven *(b* und Bibionidenlarven bei *d)* treten stets in begrenztem Bereich auf (Abb. 20). Die ohnehin seltenen Fraßspuren von Asseln *(d)* findet man nur in der Nähe ihrer Verstecke unter Ästen, Borke, Steinen usw. oder an ständig feuchten Stellen in der unteren F-Schicht. Auch die größeren Diplopoden und Tipulidenlarven *(d)* fressen an einem Ort so lange, wie geeignete Nahrung vorhanden ist. Wurden sie durch Trockenheit zum Rückzug gezwungen, dann kommen sie oft später an derselben Stelle wieder herauf, um weiterzufressen. Sie wandern erst, wenn Nahrung oder Mikroklima ihnen nicht mehr zusagen. Zwischen Fraßbildern und Losungshaufen bleiben viele Blätter lange Zeit unbearbeitet (Abb. 20). Währenddessen schreitet aber die mikrobielle Verrottung fort und macht diese immer geeigneter zur Nahrung für saprophage Tiere; darum werden auch sie schließlich zerfressen. Die Verarbeitung des Laubes erfolgt hier also, indem das Mosaik der Fraßspuren ständig wechselt. Auch die H-Schicht weist Unterschiede auf. Die großen Regenwürmer *(h)* verzehren von der Mündung ihrer Schächte und Röhren aus zuerst das nächstliegende Material und häufen oft große Massen von Exkrementen an; danach suchen sie neue Nahrungsplätze auf. Eine Gleichförmigkeit in der Bodenstruktur wird z. B. durch die Erdarbeiten von Wegschnecken, Mistkäfern, Mäusen und Maulwurf *(l)* unterbrochen.

An derartigen Standorten erscheint diese von der Ordnung der Tierspuren im Profil ausgehende Darstellung dem flüchtigen Beobachter als Theorie, die im Einzelfall kaum verwirklicht ist. Untersucht man aber die gleichen Standorte über lange Zeit und zu allen Jahreszeiten, dann fügen sich die Beobachtungen immer mehr zu jener Ordnung zusammen.

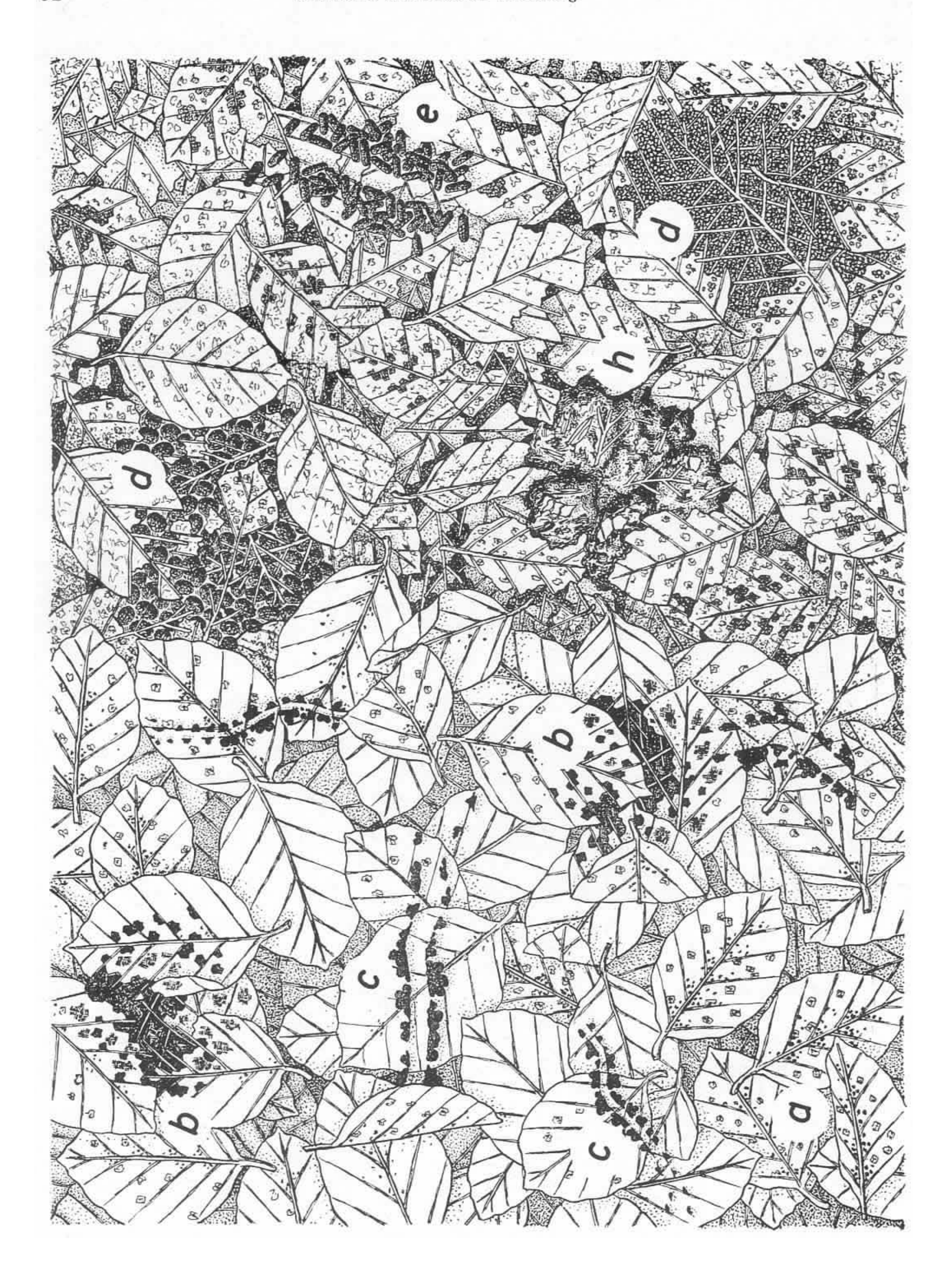

e
d
h
d
b
b
c
c
a

Abb. 20. Mosaik von Tierspuren in einem günstigen Waldboden mit vollständiger „Garnitur" an Leistungsgruppen. Links L/F-Grenzbereich, rechts F-Schicht; das Laub darüber wurde entfernt. (Die einzelnen Bildteile sind zusammengedrängt, vereinfacht und in ungleichem Maßstab gezeichnet.) Kombiniert aus Beobachtungen in FA Ziegenberg/Vogelsberg, Steigersberg Abt. 72/8a. — 455 m, eben; toniger Lehm aus Basalt und Löß; drei- bis fünfjährige Verarbeitung; L 2 cm, F 2—3 cm, miner. H 2—3 cm.

Wie bei Abb. 2 sind alle Prozesse vorhanden, jedoch bleiben die Leistungen erdbewohnender Regenwürmer *(h, j)* und von in der Erde wühlenden Tieren *(l)* geringer, behindert durch zu schweren Boden und zeitweilige Staunässe. Die Zerkleinerung wird großenteils von Diplopoden *(d)* besorgt; nur in einzelnen Jahren überwiegen Larven von Bibioniden *(d)* und kleineren Dipteren *(b)*. — *a.* Fraßspuren und Kot von größeren Collembolen; *b.* Fraßbild und Kotmasse von kleinen Dipterenlarven; *c.* Kotreihen und geöffnete Röhren von *Dendrobaena* (größer) und Enchytraeen (kleiner) nach Aufnahme von Schleimstoffen und organischen Resten auf den Blättern; *d (oben).* Fraßplatz und Losung vor großen Diplopoden; *d (unten).* Fraßbild und Losung von Bibionidenlarven; *e.* Losungshaufen von *Dendrobaena* nach Aufnahme von moderndem Arthropodenkot; *h.* Erdige Kotmassen von *Lumbricus terrestris* L., von der H-Schicht herausragend.

Wo Klima und Boden für die Humusbildung nicht optimal sind, ist der Bereich entsprechend enger, innerhalb dessen die kleinörtlichen Umstände schwanken können. Zugleich ist meistens die Zahl der Arten geringer, welche abweichende Bedingungen nutzen können, und einzelne Prozesse scheiden oft vollständig aus. Das Mosaik wird weniger vielfältig sein als im ersten Fall. Die saprophagen Tiere finden oft nur in Streumaterial bestimmter Altersstufe und damit in einer eng begrenzten Schicht die richtige mikrobielle Vorzersetzung und das ihnen gemäße Mikroklima vor. Ihre Fraßbilder und Kothaufen gehen in die Breite und schließen sich zusammen, wenn sie wegen langsamer Weiterverarbeitung lange erhalten bleiben. In solchen Fällen – zumeist bei Standorten mit vier- bis achtjähriger Umwandlung – sind darum die Tierspuren deutlich in flächenhafter Ausdehnung zu sehen. Trotzdem ist zu einem bestimmten Zeitpunkt die Besiedlung mit lebenden Tieren fast immer sehr uneinheitlich. Dies bedeutet, daß auch an ungünstigeren Standorten das Streumaterial nicht gleichzeitig, sondern partienweise neben- und nacheinander verarbeitet wird.

Nicht nur die humusbiologisch wirksamen Arten, sondern auch die kleinsten, von Detritus und der Mikroflora lebenden Tierformen *(g)* sind mosaikartig verteilt. Die ungleichmäßige Streuverarbeitung beeinflußt sie wahrscheinlich indirekt über mikrobielle Besiedlung und Alter der Losungsreste, die Größe der Lückenräume, das Mikroklima darin usw. Unregelmäßige Besatzdichte einzelner Tiergruppen in Laub- oder Nadelwald wurde schon mehrfach festgestellt (Murphy, 1955; O'Connor, 1957; Poole, 1961). Auch Poole (1962, 1964) konnte die Verteilung der Collembolen in Nadelwaldböden nicht befriedigend zu Dicke und Feuchtegehalt der Auflage in Beziehung bringen. Das ist verständlich, wenn hier außerdem die Ungleichheit der Humusbildungsvorgänge mitwirkt.

In starken Auflagen sind wegen extrem ungünstiger oder einseitiger Verhältnisse oft nur wenige Prozesse verwirklicht. Man kann sie aber meistens – nicht immer – über größere Flächen des Waldbodens nachweisen; die langsame Umwandlung begünstigt dies. Manchmal bewirkt der Mangel an Konkurrenz, daß einzelne Tierarten vorherrschen und mit ihrem Kot eine ganze Schicht prägen (Abb. 4, 7, 10 und 12). Weil Nadelstreu vielfach noch einseitigere Bedingungen bietet als Laub, ist die flächenhafte Ausdehnung einzelner Tierspuren dort noch häufiger.

6.2 Zeitliches Auftreten

Viele Tierspuren sind nicht während des ganzen Jahres zu sehen. An Standorten mit optimaler Humusbildung und artenreicher Bodenfauna – beides trifft nicht immer zusammen – ist auch ihr zeitlicher Wechsel am auffälligsten. Die größeren Diplopoden *(d)* leisten am meisten während des

Hochsommers und im Herbst, solange der Wärmevorrat des Unterbodens noch wirksam ist. Asseln und Tipulidenlarven *(d)* sind auch während der kalten Monate bis zum Frosteintritt und zeitig im Frühjahr tätig. Am Ende des Winters, wenn der Unterboden noch gefroren ist, beobachtet man häufig Massenauftreten von Bibionidenlarven *(d)*; es kann sich im Sommer wiederholen. Manche der kleinen Dipterenarten *(b)* entwickeln sich zahlreich mit den ersten Regenfällen nach sommerlichen Trockenperioden. Die mit den Jahreszeiten wechselnde Arbeitsweise der großen Regenwürmer wurde unter *h* beschrieben. Weil die Regenwürmer allen Arthropodenkot – soweit er nicht stark verpilzt ist – im Spätherbst noch wegfressen, findet man bis zum nächsten Frühjahr fast keine Losung aus den Prozessen *b* und *d*. Wo der Boden unter dem Schnee nicht gefriert, können *Dendrobaena*-Arten und die Enchytraeen *(c, e, k)* über den ganzen Winter wirken, während die erdbewohnenden Regenwürmer *(h, j)* mit Ausnahme von *Lumbricus terrestris* und *L. rubellus* ruhen. Am Ende des Winters erscheint der Boden dann viel stärker von Enchytraeen bearbeitet als im Sommer, wo ihre Spuren von Regenwürmern weitgehend verwischt werden. Art und Menge der Tierspuren wechseln also an solchem Standort im Laufe des Jahres erheblich.

Auf günstigen Böden sind Flächen nicht selten, die unter der L- und einer meistens dünnen F-Schicht nur eine starke Regenwurmtätigkeit *(h, j)*, aber keine Spuren von Arthropoden erkennen lassen. Es scheint dann, als ob Regenwürmer die einzigen Verarbeiter sind, indem sie Blätter in ihre Röhren ziehen oder an auf dem Boden moderndem Laub fressen. Gewiß geschieht das. Meistens aber treten zeitweise Larven von kleinen Dipteren *(b)* oder von Bibioniden *(d)* auf; deren Kot wird dann von den Würmern so schnell verzehrt, daß ein flüchtiger Beobachter dies nicht bemerkt.

Bei langsamerer Verarbeitung ist ein rascher Wechsel im allgemeinen nicht möglich. Klima oder Boden sind in solchem Fall weniger günstig; beides wirkt sich über die Mikroflora auf die Ernährung der Tiere aus. Diese können darum auf ungewöhnliche Witterung nicht kurzfristig mit Massenvermehrung reagieren; oft fehlen auch dafür geeignete Arten. Andererseits läßt die langsamere Weiterverarbeitung ein plötzliches Zu- oder Abnehmen einzelner Tierspuren kaum sichtbar werden. Wenn Trokkenheit oder Kälte die Tätigkeit der Organismen zeitweise behindern, kommt es leicht zum Überhang von unbearbeitetem Material. Eine weniger leistungsfähige Bodenfauna kann solchen Rückstand im gleichen Jahr nicht mehr aufholen. Dieser Materialüberschuß ermöglicht im Folgejahr ein Massenauftreten einzelner Arten, die nun konkurrenzlos Nutznießer des fortgeschrittenen Rottezustandes sind. So wird verständlich, daß die Aktivität der Tiere gerade in Flächen mit vier- bis sechsjähriger Umwandlung zwar nicht kurzfristig, aber von Jahr zu Jahr auffällig wechseln kann. Kalte Frühjahrszeit und trockener Sommer hemmen die mikrobielle Vorzersetzung des Laubes und indirekt damit dessen Verarbeitung durch Arthropoden *(b, d)*; der Überschuß kann z. B. im Folgejahr zur Massenvermehrung kleiner Dipterenlarven *(b)* führen (s. Text zu Abb. 9 und 18). Tipulidenlarven, die hier oft allein den Prozeß *d* bewirken, leiden bei anhaltender Trocknis im Frühjahr und Herbst; die liegengebliebene Nahrung veranlaßt sie in den nächsten Jahren zu starker Vermehrung. Anhaltend warm-feuchtes Sommerwetter begünstigt die großen Juliden und Glomeriden *(d)*; sonst überlassen sie auch dort, wo sie regelmäßig vorkommen, die Hauptarbeit den Insektenlarven (s. Text zu Abb. 20). Ein Überangebot von Arthropodenkot *(b, d)* bedingt – je nach den örtlichen Verhältnissen – eine Massenentwicklung von kleinen Regenwürmern oder Enchytraeen *(e)*. An derartigen Standorten kann man die Leistung der Bodenfauna erst nach jahrelanger Beobachtung richtig einschätzen.

Die ungünstigen Verhältnisse und die extrem langsame Umwandlung in Flächen mit starker Auflage lassen solche Schwankungen der Tierspuren kaum noch sichtbar werden. Das gilt sowohl für Fälle mit einem vorherrschenden Prozeß als auch für

solche, wo zwar die meisten Tiergruppen vertreten sind, aber wegen zu geringer Individuenzahl wenig leisten.

Von Standorten mit zwei- bis dreijähriger Umwandlung beginnend nehmen also die mosaikartige horizontale Verteilung und das zeitliche Wechseln der sichtbaren Tierspuren mit der Verarbeitungsgeschwindigkeit ab. Aber auch bei schnellerer als zweijähriger Umwandlung setzt wieder Einförmigkeit ein. Wenn das Laub nach einem Jahr oder gar früher verschwunden ist, finden die typischen Bewohner der L- und F-Schicht kaum noch Lebensmöglichkeit und Schutz vor Austrocknung und Tropfenschlag; nur wenige halten sich an eingeschlossenen Blattresten oder an Stellen mit Laubeinwehung (s. Text zu Abb. 13, 14 und 17). Im übrigen sind nur die Tiere der H-Schicht *(h, j, k, l)* sichtbar tätig. Auch ihre Wirkung ist örtlich begrenzt und kann zu- oder abnehmen. Wegen der Einseitigkeit der Tierspuren sind aber keine auffälligen Schwankungen zu erkennen.

Horizontale Verteilung und zeitliche Folge verschiedener Tierspuren sind somit zunächst durch die Zahl der vertretenen Tierformen bedingt. Wieviel davon aber im Einzelfall und zu bestimmtem Zeitpunkt sichtbar ist, hängt von der Geschwindigkeit der Umwandlung ab. Mit dem Überblick über die Tierspuren nach der Ordnung im Profil wurde versucht, die ungeheure Vielfalt der Erscheinungen unter einem einheitlichen Gesichtspunkt zu sehen. Auch die beschriebenen Schwankungen lassen sich als Sonderfälle jenes „idealen" Ablaufes der Streuverarbeitung verstehen.

7. Diskussion

7.1 Zur mikromorphologischen Humusuntersuchung

Wie die Abb. 2–19 zeigen, eignet sich die Dünnschliffmethode besonders gut dazu, Einzelheiten der Humus- und Strukturbildung durch Tiere anschaulich zu demonstrieren. Man erwarte jedoch nicht, daß sich ohne Beobachtung, aus Proben, Schliffen und anderen Präparaten allein das biologische Geschehen im Waldboden erschließen läßt. Mehrfach wurde betont, daß die Losungen verschiedener Tiere täuschend ähnlich sein können. Im Gelände ist das Ansprechen der unzerstörten Kotformen stets leichter als im Präparat, weil dort Fraßbild, Form und Ausdehnung der Kotansammlung, die Farbe im naturfeuchten Zustand, mechanische Eigenschaften und Begleitumstände als wichtige Merkmale hinzukommen. Der Schliff zeigt nur eine Schnittebene einer Probe und damit nur einen sehr kleinen Ausschnitt aus den Merkmalen.

Man darf auch nicht aus der Menge der Tierspuren auf Wohndichte und absolute Leistung schließen. In günstigen Fällen werden die Arbeitsprodukte einer Gruppe von der nächsten weiterverarbeitet. Deshalb weisen Proben aus tätigen Böden mit sehr vielfältiger Fauna oft wenig charakteristische Einzelheiten auf, während gerade bei einseitiger, vielleicht auch schwacher Besiedlung infolge gehemmter oder fehlender Weiterverarbeitung viele Losungen klar erkennbar bleiben (Abb. 4, 5, 7, 10, 12 und 15).

Wenn eine bestimmte Losungsform sich stark anreichert, so sind dafür drei Gründe möglich: Die erzeugende Tierart kann mit sehr hoher Individuenzahl auftreten, oder sie kann besonders leistungsfähig sein; schließlich kann auch – ohne eine dieser beiden Voraussetzungen – die weitere Zersetzung der Exkremente unterblieben sein. Nur durch gründliche Beobachtung und Standortkenntnis läßt sich entscheiden, welche Ursache die Losungsanhäufung jeweils hat. Dieser Hinweis erscheint nötig, damit an die wertvolle Methode der Dünnschliffuntersuchung keine falschen Erwartungen geknüpft werden.

Schließlich lassen sich die humusbiologischen Vorgänge unmöglich mit einzelnen Probenahmen erfassen, wo die Neigung zu mosaikartiger Verteilung der Tierspuren und jahreszeitlichem Wechsel besteht. Mechanisierte Untersuchungsmethoden können die unmittelbare Beobachtung also nicht völlig ersetzen.

7.2 Zur Einteilung der Waldhumusformen

Die Zuordnung von bestimmten Tierleistungen oder Prozeßfolgen zu den bodenkundlich unterschiedenen Humusformen ist unbefriedigend. Viele Autoren haben die Tätigkeit der Organismen in ihre Definitionen einbezogen; sie gingen mit Recht davon aus, daß der Humuszustand im wesentlichen von jenen gestaltet wird. Unberücksichtigt blieb jedoch, daß die Humusform eines Waldbestandes das gemeinsame Arbeitsprodukt unzähliger Lebewesen ist, die nicht in jeder Hinsicht voneinander abhängen. Die Faktorenkomplexe, welche die Aktivität der einzelnen Gesellschaften von höheren Pflanzen, Mikroflora und Bodenfauna bestimmen, überschneiden sich wohl, aber sie decken sich nicht. Darum ist gar nicht zu erwarten, daß man Auftreten und Verhalten aller Organismen parallel in ein System bringen kann, welches sich zugleich als System der Humusformen bewährt.

Die bisherigen eigenen Beobachtungen bestätigen dies. Unter Altbeständen, wo zwischen Zufuhr und Abbau von Streumaterial ungefähr Gleichgewicht herrscht – nur da ist ein Vergleich von Humuszuständen sinnvoll –, sind neben der Verteilung des Bodenhumus die auffälligsten und vernünftigsten Merkmale die Dicke der auf dem Mineralboden lagernden Decke von Pflanzenresten und ihre Gliederung in Schichten. Sie hängen offenbar in erster Linie von Geschwindigkeit und Verlauf der mikrobiellen Zersetzung, weniger und erst mittelbar von der Aktivität der Tiere ab. Wenn der mikrobielle Abbau sehr langsam erfolgt, reichert sich stets rein organische Masse an. Dieses Material, das sich jahre- und jahrzehntelang anhäuft, kann aus Blättern bestehen, die in der Form noch lange Zeit erhalten bleiben und zwischen denen sich nur Losung von Enchytraeen *(c)* und Milben *(f)* sammelt (Abb. 5 und 12). In anderen Fällen enthält sie große Mengen an Kot kleiner Dipterenlarven *(b)* (Abb. 4), von Tipulidenlarven oder Diplopoden *(d)* (Abb. 7) oder eine dicke Schicht reiner Enchytraeenlosung *(e)* (Abb. 10), je nachdem, welche Prozesse unter den jeweils herrschenden Bedingungen noch wirksam sind. Die Losung von kleinen Regenwürmern *(c, e)* kann darin reichlich sein. Wenn die Berührung mit Mineralsubstanz behindert wird, bildet sich sogar eine Auflage aus dem Kot der großen, erdbewohnenden Wurmarten *(h)* (Abb. 15). Es können aber auch viele Gruppen mit geringer Aktivität vertreten sein. Auflagen aus wenig zersetzten und zugleich von Tierspuren freien Pflanzenresten gibt es, wenigstens in Mitteleuropa, unter Buche nicht.

Trotz der – bodenzoologisch gesehen – großen Unterschiede haben die Beispiele der Abb. 4, 5, 7, 10, 12 und 15 Eigenschaften gemeinsam, welche in der Praxis als Kennzeichen der wirtschaftlich ungünstigsten Humusform gelten: Mächtige Auflage auf dem Mineralboden mit dicker organischer H-Schicht, welche den größten Teil des vorhandenen Humus enthält, schlechte Wasserkapazität bei großem Anteil von für Pflanzenwurzeln unzugänglichem Wasser, hoher Benetzungswiderstand nach Austrocknung, einseitige Begünstigung von Pilzen, deren absterbendes Myzel einen beträchtlichen Teil der Humusmasse liefern kann (F. Meyer, 1964), stark saure Reaktion, deutliche Podsoldynamik im Oberboden und Schwierigkeiten bei der Naturverjüngung. Während die Bleichsandschicht kaum durchwurzelt ist, schicken die Bäume viele Wurzeln zu Nahrungssuche und Mykorrhizabildung in die organische Auflage darüber. Die abgestorbenen Wurzeln gehen wie alles tote Material in die H-Schicht ein. Diese enthält manchmal mehr Wurzel- als Blattreste; der Waldbodendecke wird also nicht nur von oben, sondern auch von unten organische Substanz zugeführt. Auch

dies ist eine – wenig beachtete – Eigenart solcher Extrembildungen, auf welche die streuverarbeitenden Tiere gar keinen Einfluß haben. Man mag diese extremen Auflagen mit dem umstrittenen Wort „Rohhumus" oder auch anders bezeichnen; sicher ist jedenfalls, daß sie nach den angeführten Punkten eine natürliche Gruppe bilden.

Andererseits entspricht auch dem besten Humuszustand keine bestimmte Zusammensetzung oder Leistung der Bodenfauna. Eine rasche und vollständige Verarbeitung der Pflanzenreste kann sowohl unter Beteiligung der ganzen Folge von Prozessen stattfinden (Beispiele der Abb. 1–3, 6, 8, 16 und der Abb. 14, 19 und 20) als auch nur an die Tätigkeit der erdbewohnenden Regenwürmer *(h, j)* als einzige Prozesse gebunden sein (Beispiele der Abb. 13 und 17). Als Kriterium für die Humusform „Mull" wird oft die Aktivität der Regenwürmer angegeben. Die ist aber auch in weniger günstigen Böden verbreiteter, als viele Autoren annehmen. In vielen Gebieten – besonders im Seeklimabereich und in Bergländern, wo früher Schneefall vor anhaltendem Bodenfrost schützt – verarbeiten die Enchytraeen *(k)* den Regenwurmkot während der kalten Jahreszeit so vollständig, daß das Wirken der Regenwürmer dem Unkundigen entgeht. Zieht man die Grenze aber gar nach dem Verhältnis der Leistungen von Enchytraeen und Regenwürmern, so entfällt der profilmorphologische Gegensatz zwischen den Humusformen. Es gibt H-Schichten aus Enchytraeenlosung unter dünner, schnell verarbeiteter Streuauflage und Ansammlungen von Regenwurmkot bei einer Decke von etlichen Laubgenerationen.

Ausbildungsgrad und Mächtigkeit der Schichten dürfen als wesentliche Kennzeichen der Humusformen jedoch nicht aufgegeben werden, wenn diese als Begriffe der Bodenmorphologie und der Feldbodenkunde erhalten bleiben sollen. Als solche werden sie von allen Disziplinen in erster Linie gebraucht. Es wäre doch zu überlegen, ob man bei der Definition von Humusformen die bodenzoologischen Einzelheiten nicht besser unberücksichtigt lassen sollte. Auch der Bodenbiologe könnte seine Arbeitsplätze dann ohne Widersprüche kennzeichnen.

Erst nach gründlichster Beobachtung kann der Beitrag der Bodenfauna zur Humusbildung im Einzelfall beurteilt werden. Dabei wurden hier nicht einmal die für jede Leistung in Frage kommenden Arten genannt. Theoretisch wird man wohl nach biologischen Merkmalen allein ein feingegliedertes und vielleicht sogar sehr genaues System der Umsetzungsvorgänge erarbeiten können (Franz, 1960, S. 134 und 142). Anwendbar wäre dieses nur für Spezialisten, vielleicht auch für diese nicht; ein solches Bezeichnungssystem wird fortlaufend geändert, solange die Forschung auf diesem Gebiet noch im Fluß ist. Die Entwicklung der Ansichten zur Humusbildung (Romell und Heiberg, 1931; Hartmann, 1944, 1952, S. 42 ff.) ist jedenfalls bisher zugleich die Geschichte der Sprachverwirrung auf diesem Gebiet. Man vergesse nicht, daß die bodenkundliche Nomenklatur ein Mittel der Verständigung zwischen vielen Disziplinen der Naturwissenschaft und den in der Praxis Tätigen sein soll und bei der internationalen wissenschaftlichen Diskussion unentbehrlich ist. Videant Consules!

Zweifellos gibt es Beziehungen zwischen Zusammensetzung und Leistung der Bodenfauna und den Humusformen. Im allgemeinen zeigen Standorte mit zwei- bis vierjähriger Streuverarbeitung und gutem Humuszustand die vollständigste Prozeßfolge (Beispiele der Abb. 1–3, 6, 8, 16 und der Abb. 19 und 20). Von solchem „mittleren" Zustand ausgehend, kann man die Beispiele mit einseitigeren Verhältnissen in zwei Richtungen anordnen. Zugunsten der letzten, in H-Schicht und Mineralboden wirksamen Prozesse *(h–l)* ist die Reihe an solchen Standorten beschränkt, wo die Verarbeitung noch schneller geht und keine geschlossene Streudecke entstehen läßt (Beispiele der Abb. 13, 14 und 17). Bei längerer Umwandlungsdauer dagegen treten die am Anfang der Reihe stehenden, in der F-Schicht und darüber ablaufenden Prozesse *(a–f)* in den Vordergrund (Beispiele der Abb. 9, 10, 11 und 18). Unter ungünstigsten Bedingungen können wenige Prozesse oder gar einer von diesen und damit einzelne

Tiergruppen einseitig bevorzugt werden (Beispiele der Abb. 4 und 7), oder die Bodenfauna ist überhaupt nur durch anspruchsloseste Formen vertreten (Beispiel der Abb. 5 und 12). Mit dieser Regel wird allerdings keine bessere Einteilung erzielt als wie sie die Profilmorphologie allein auch erreicht.

7.3 Zur humusbiologischen Bewertung der Bodentiere

Die Ziele der forstlichen Humuswirtschaft, die mit Hilfe der Bodenorganismen erreicht werden sollen, lassen sich in drei Hauptpunkten zusammenfassen:

I. Möglichst rasche Zersetzung der Pflanzenreste
und ihre Einarbeitung in den Mineralboden

Stärkere Auflagen als Folge langsamer Zersetzung und geringer oder fehlender Einarbeitung führen erfahrungsgemäß zu unerwünschten Podsolierungserscheinungen im Boden. Nach neuesten Ergebnissen (Lit. bei WITTICH, 1963, S. 40 f.) bewirken das nicht nur saure Sickerwässer aus stark verpilzten Auflagen; schon von der Frischstreu gehen bei verzögerter Zersetzung bodenschädigende Einflüsse aus. Dagegen werden die betreffenden Stoffe anscheinend schnell unschädlich, wenn die mikrobielle Zersetzung im Gemisch mit Mineralsubstanz erfolgt.

Erfahrungsgemäß entsteht bei uns unter Buche die beste Humusform, wenn die Umwandlung höchstens drei Jahre dauert. Geht die Verarbeitung langsamer, so macht sich die Podsoldynamik zuerst an den Bleichsandkörnern in der mineralischen H-Schicht bemerkbar. Enthält die Auflage mehr als sechs bis acht Streugenerationen, so bilden sich oft deutliche Bleichsandschichten aus.

II. Umwandlung von möglichst viel organischer Substanz
in beständige Humusstoffe

Nur diese bilden den ständigen Vorrat an Nährstoffen, welche ungefähr dem Bedarf entsprechend freigegeben werden. Die Endprodukte der Mineralisation gehen verloren, wenn sie nicht sofort von höheren Pflanzen genutzt oder wieder in den Humus eingebaut werden (WITTICH, 1952, S. 23 ff. und 35 f.). Die Humuskomponente erhöht auch die Krümelstabilität des Bodens und seine Fähigkeit, pflanzenaufnehmbares Wasser zu speichern. Das gilt besonders, wenn sie an Tonmineralien und an Eisen- und Aluminiumhydroxyd gebunden ist (LAATSCH, 1950; WITTICH, 1952, S. 33 ff.).

III. Ausbildung einer günstigen Bodenstruktur

Für ein gutes Bodengefüge ist die hohe Krümelstabilität eine wichtige Voraussetzung. Darüber hinaus sind besonders in schweren Böden die Anlage von Gängen und Schächten und die Zergliederung und Lockerung kompakter Bodenteile erforderlich, um die für alle biologischen Vorgänge nötige Lüftung und Dränage zu ermöglichen. Die Baumwurzeln folgen auch gern den Tiergängen in die Tiefe, wenn dichte Bodenschichten ihr Vordringen erschweren.

Als Zusammenfassung der Ergebnisse kann nun festgestellt werden, welche Bodentiere bei diesen Punkten im Laubwald praktische Bedeutung haben.

Zu I. Zersetzung der Pflanzenreste und Einarbeitung in den Mineralboden

Die Beobachtungen weisen darauf hin, daß der chemische Abbau der Pflanzenreste Aufgabe der Mikroflora ist; die Tiere haben daran nur geringen Anteil. Sie können

aber die Wirkung der Mikroorganismen entscheidend fördern und beeinflussen. Eine schnelle Zersetzung der Pflanzenreste und ihre vollkommene Einarbeitung in den Mineralboden wird fast überall durch Zusammenarbeit von Arthropoden *(b, d)* und Regenwürmern *(h)* erreicht. Anscheinend kann sich eine stärkere Population großer Wurmarten in den meisten Buchenwäldern nur dann halten, wenn die Streu größtenteils zerkleinert und mikrobiell gut vorzersetzt wird; vom Hineinziehen der am stärksten modernden Blätter kann nur eine geringere Anzahl leben. Die feine Kotmasse und die zerbissenen Blattreste haben auch die größte Aussicht, durch Regen, Wind, Tierbewegung usw. mit dem Mineralboden in Berührung zu kommen, unter Bröckel und Steine der Bodenoberfläche und in Spalten hineinzugeraten; dies kommt der weiteren Verarbeitung entgegen (vgl. *h*). Unzerkleinerte Blätter kommen schwerer zu solchem Kontakt; die Würmer müssen ihn dann erst herbeiführen durch Einziehen in ihre Röhren.

Die Geschwindigkeit der mechanischen Verarbeitung bestimmen darum im allgemeinen nicht die Regenwürmer, sondern die Arthropoden. Deren Leistungsfähigkeit hängt zweifellos davon ab, wie schnell die Mikroflora ihnen die Nahrung vorbereitet. Die angewandte Bodenbiologie sollte also nicht nur die Lebensweise der Regenwürmer, sondern auch die der Arthropoden und Möglichkeiten ihrer Förderung studieren.

Unter den zerkleinernden Arthropoden haben nur die kräftigeren Diplopoden, Tipuliden- und Bibionidenlarven *(d)* und die kleinen, aber unter Umständen massenhaft erscheinenden Lycoriiden- und Sciophilidenlarven *(b)* praktische Bedeutung; alle anderen Streufresser sind unwichtig. In weniger günstigen, sandigen Böden spielt auch die Einarbeitung durch Tipulidenlarven *(d)* eine erhebliche Rolle (Abb. 9). An der Einmischung kann sich schließlich auch der Maulwurf *(l)* in stärkerem Maße beteiligen. Da seine Nahrung die Bodeninsekten und Regenwürmer sind, wird er immer mit begünstigt, wenn man jene fördert.

Von den Regenwürmern sind *Lumbricus terrestris* L. und *Allolobophora terrestris* (Sav.) die entscheidend wichtigen Arten. In ungünstigeren Fällen liefert auch *L. rubellus* Hoffm. noch einen gewissen Beitrag zur Einarbeitung in den Mineralboden, alle anderen Arten aber praktisch nicht. Wohl helfen die schwächeren *Allolobophora*- und *Octolasium*-Arten bei der weiteren Durcharbeitung der humosen Erde mit *(j)*, was die Zersetzung der Pflanzenreste offenbar noch fördert. Wo aber die beiden größten Arten fehlen, bildet sich fast immer eine organische H-Schicht aus. Die angewandte Forschung muß also ermitteln, wie diesen gute Lebensbedingungen geschaffen werden können.

In seltenen Fällen können die großen Regenwürmer Laub und sogar Nadelstreu vollständig verarbeiten, ohne daß eine Zerkleinerung vorausgeht. Dies ist nur bei besonderen Eigenarten von Klima und Boden möglich, welche die mikrobielle Vorzersetzung stark begünstigen; sie sind hier noch nicht zu erörtern. An solchem extremen Beispiel (dem Standort von Abb. 13 benachbart) aber hat WITTICH (1963) überzeugend gezeigt, daß die Zersetzung der Streu im Gemisch mit Mineralboden der entscheidende Schritt zum günstigen Humuszustand ist.

Kürzlich hat KURČEVA (1964) anschaulich demonstriert, welche Bedeutung die wirbellosen Tiere für die Streuzersetzung haben können. In einem Eichenwald im Schwarzerdegebiet bei Kursk, wo *Lumbricus terrestris, Dendrobaena octaedra,* Enchytraeen, Diplopoden, Asseln und verschiedene Insektenlarven vertreten sind, wurden die Bodentiere mit Naphthalin aus begrenzten Parzellen vertrieben; die Mikrobentätigkeit wird dabei unwesentlich beeinflußt. Die Gesamtzersetzung wurde mit unbehandelten Flächen verglichen. Sie wurde durch Bodentiere in feuchteren Jahren rund sechsmal, in trockenen Jahren noch dreimal beschleunigt.

Zu II. Umwandlung in beständige Humusstoffe

Ein direkter Einfluß der Tiere auf die Bildung von Huminstoffen und anderen beständigen Humusanteilen konnte bisher nicht eindeutig bewiesen werden. Sollte dies wirklich zutreffen, so kämen dafür die Gruppen in Frage, die nennenswerte Mengen organischer Substanz verarbeiten, also die unter *I.* genannten Arthropoden *(b, d),* alle Regenwurmarten und Enchytraeen *(e, h, j, k).*

Auch Beziehungen der Bodentiere zur Entstehung von Tonhumuskomplexen und zur Koppelung der Huminstoffe an Eisen- und Aluminiumhydroxyd sind noch nicht genügend gesichert. Hierbei kämen nur die Bodentiere in Betracht, die regelmäßig zugleich organische Substanz und Mineralerde fressen, also die erdbewohnenden Regenwürmer einschließlich der schwächeren Arten *(j)* und auch Enchytraeen *(k),* nicht aber die Arthropoden, die Würmer der Gattung *Dendrobaena* und die nur ausnahmsweise im Wald lebende *Eisenia foetida* (Sav.).

Auf diesem Gebiet ist viel vermutet und bisher wenig bewiesen worden. Vielleicht sind die Leistungen der Mikroflora für die Vorgänge entscheidender; indirekt hätten die Bodentiere daran dann insoweit Anteil, wie sie die Mikroorganismen fördern. Bei künftigen humuschemischen Untersuchungen sollte man sich auf die richtigen Tiergruppen beschränken und besser berücksichtigen, welche Nahrung sie im Wald wirklich aufnehmen und unter welchen Umständen dies geschieht; manche bisherigen Versuche erfolgten bei so unnatürlichen Bedingungen, daß kein normales physiologisches Verhalten der Tiere mehr erwartet werden kann. Auch im Hinblick hierauf wurde das Biologische bei den einzelnen Prozessen sehr ausführlich dargestellt.

Zu III. Ausbildung einer günstigen Bodenstruktur

Ob Tiere die Krümelstabilität und Wasserkapazität des Bodens unmittelbar erhöhen, ist ebenfalls nicht eindeutig bewiesen. Soweit die Mikroflora mit ihren Schleimstoffen dazu beiträgt, helfen auch die erdbewohnenden Regenwürmer *(j)* indirekt dazu mit; die innige Vermengung von organischer und mineralischer Substanz fördert jedenfalls die Tätigkeit der Mikroorganismen und auch die Verteilung jener Schleimstoffe.

Die als Lüftung und Dränage wirksamen Röhren stammen im wesentlichen von den Regenwürmern *(h, j);* dabei wirken auch die schwächeren *Allolobophora-* und *Octolasium*-Arten entscheidend mit. Bei der Zergliederung der Kotbrocken in schweren Böden spielen aber die im Mineralbereich tätigen Enchytraeen *(k)* eine wesentliche Rolle; darum sollte man auch sie mehr beachten als bisher.

Schließlich helfen alle im Boden grabenden und wühlenden Tiere *(l)* zur mechanischen Lockerung mit. Diese sind regelmäßig vertreten, wo die Streuverarbeitung rasch und vollständig abläuft. Solche Standorte sind reichlich von saprophagen Formen besiedelt, welche wiederum Räubern zur Nahrung dienen. Diese Funktion ergibt sich also von selbst, wenn die anderen Voraussetzungen für einen guten biologischen Bodenzustand erfüllt sind.

Mehrere tierische Tätigkeiten haben nach bisheriger Kenntnis keinen praktischen Wert für die forstliche Humuswirtschaft. In L- und F-Schicht fallen die Spuren von Enchytraeen und *Dendrobaena*-Arten *(c, e)* zwar oft sehr auf; sie führen aber nirgends auf einen besseren Humuszustand hin. Collembolen, Milben und die übrigen Mikrophagen *(a, g)* können zwar in großer Zahl vorkommen, leisten aber ebenfalls nichts für eine günstige Humusbildung. Die streufressenden Oribatiden *(f)* treten in Auflagen mit langsamer Zersetzung am stärksten in Erscheinung, können sie aber in keinem Fall beschleunigen. Schließlich gibt es auch neben den unter *I.* nochmals ge-

nannten Diplopoden und Dipterenlarven noch eine große Anzahl von Streufressern, die keinerlei praktische Bedeutung haben.

Gewiß wird in der Literatur noch vielen anderen Tieren des Waldbodens ein humuswirtschaftlicher Wert zugeschrieben, besonders den in größten Zahlen auftretenden Nematoden, Collembolen und Oribatiden. Entscheidend ist aber, wie sich die Leistung einer Tiergruppe zu jener der ganzen Bodenfauna verhält und welchen Humuszustand diese Gruppe allein überhaupt bewirken kann. Unter diesem Aspekt kommen nur die wenigen, oben genannten Tiergruppen in Betracht.

Diese Bewertungen gelten zunächst höchstens für Mitteleuropa und nur für Buchenstreu und Laubarten mit ähnlicher Zersetzbarkeit. Es sei jedoch schon an dieser Stelle bemerkt, daß die im Nadelwald wichtigen Bodentiergruppen im wesentlichen die gleichen sind.

Faunenstatistische Erhebungen, Angaben über Individuenzahlen und die Biomasse der Bodenfauna lassen also ohne Berücksichtigung der wirklichen Leistung keine Schlüsse darüber zu, welchen Anteil die Bodenfauna an der Humusbildung hat. Ebenso muß davor gewarnt werden, den Erfolg von Maßnahmen zur Melioration schlechter Humuszustände ablesen zu wollen an der Zunahme belangloser Tiergruppen; leider wird dies immer wieder vorgeschlagen. Schließlich sind die Fütterungs- und Nahrungswahlversuche zahlreicher Autoren vielfach falsch ausgelegt worden. Lediglich zur Verhaltensbiologie der Tiere und über die Eignung der Streuarten als Nahrung sagen sie etwas aus. In allen Fällen beweisen sie eine starke Bevorzugung von sowieso leicht zersetzlichen Streuarten (DUNGER, 1962), aber nicht bei Rotbuche, Eiche und Nadelhölzern, welche die wirtschaftlich wichtigeren Baumarten sind. Die dringlichste Aufgabe ist jedoch, die Humusbildung in unseren Wirtschaftswäldern verstehen zu lernen, damit Wege zu ihrer biologischen Steuerung gefunden werden.

Zum Schluß sei betont, daß das Zusammenwirken von äußeren Faktoren, mikrobiellen und tierischen Leistungen nicht zu trennen ist. Unter allen Verarbeitungsprozessen wurden Einzelfälle erwähnt, wo sich – bei Ausfall weiterer Prozesse – das jeweilige Produkt zu einer Auflage mit gehemmter Zersetzung anreichert. Dies zeigt, daß kein Beitrag der Tierwelt allein genügt, wenn die Mikroflora versagt. Umgekehrt deuten die Beobachtungen darauf hin, daß alle tierischen Leistungen direkt oder indirekt von Aktivität und Dichte der Mikroflora abhängen. Maßnahmen zur Verbesserung des biologischen Bodenzustandes müssen also in erster Linie darauf gerichtet sein, die Mikroorganismen günstig zu beeinflussen. Nur in einem Teil der Fälle wird man dies durch Düngung oder Kalken erreichen; in anderen muß z. B. durch waldbauliche Maßnahmen das Bodenklima verbessert werden. Hier liegt ein fruchtbares Aufgabengebiet für eine Zusammenarbeit der Bodenzoologie mit Forstwissenschaft, Bodenkunde, Mikrobiologie und Klimatologie.

8. Zusammenfassung

Streuverarbeitung und Strukturbildung im Buchenwaldboden und insbesondere die Rolle der Bodenfauna dabei werden beschrieben. Die Ergebnisse beruhen auf Geländebeobachtungen, ergänzt durch Dünnschliffuntersuchungen und Versuche im Freien und im Laboratorium.

Nach Vergleich zahlreicher, unterschiedlicher Standorte ergibt sich, daß die Tierspuren im Profil eine gewisse Ordnung aufweisen; diese ist durch die Änderung der physikalischen und chemischen Merkmale und die Entwicklung der Mikroflora in den einzelnen Altersstufen und Schichten des Streu- und Bodenmaterials bedingt. Deshalb können die tierischen Leistungen in eine Anzahl Prozesse gegliedert werden. Diese lassen sich an verschiedenen Standorten nachweisen, auch wenn nicht die gleichen

Arten dabei beteiligt sind. Die Prozesse sind durch die Überschriften der Abschnitte *a–l* im Kapitel 5 kurz gekennzeichnet. An dafür günstigen Plätzen folgen die Prozesse *a, b, d, h, j* deutlich aufeinander, während sich *c, e, g* zeitlich und räumlich mit anderen überschneiden und *j, k, l* nebeneinander in der mineralischen H-Schicht festgestellt werden können; *f* tritt nur in dickeren Blattlagen in Erscheinung. An vielen Standorten sind einzelne Prozesse undeutlich oder können ganz ausfallen, während andere stark wirksam sind; in Extremfällen bestimmt ein Prozeß das Geschehen. So entsteht die Vielfalt der Tierleistungen in den Waldböden.

Die Tierspuren sind an günstigen Standorten mosaikartig verteilt und wechseln auch im Laufe der Jahreszeiten. Bei einseitiger Besiedlung und besonders bei langsamer Streuverarbeitung erscheinen sie mehr flächenhaft und sind auch regelmäßiger zu finden. In extremen Fällen kennzeichnen bestimmte Losungen eine ganze Schicht des Waldbodens und sind während des ganzen Jahres zu finden.

Zum Verständnis des Geschehens im Waldboden ist die Geländebeobachtung unumgänglich. Die Zuordnung bestimmter Tierleistungen oder Prozeßfolgen zu den bodenkundlich unterschiedenen Humusformen ist unbefriedigend. Es wird vorgeschlagen, bei der Definition von Humusformen auf bodenzoologische Einzelheiten zu verzichten. Die Untersuchung erlaubt ein Urteil darüber, welche Tiergruppen für die Humuswirtschaft in den Laubwäldern Mitteleuropas praktische Bedeutung haben. Danach sind die erdbewohnenden Regenwurmarten und Enchytraeen und an Arthropoden die größeren Diplopoden und Larven von Tipuliden, Bibioniden, Lycoriiden und Sciophiliden die entscheidend wichtigen Bodentiere. Alle anderen sind bedeutungslos. Die Lockerung der Erde durch wühlende Tiere ergibt sich an günstigen Standorten meistens von selbst. Indirekt weisen die Beobachtungen auch auf die entscheidende Bedeutung der Mikroflora hin.

Summary

Traces of animal activity in the beech forest floor

In the present study the decomposition of the litter and the forming of the soil structure in the beech forest floor and, especially, the rôle of the soil fauna are described. The results are based on field observations, supplemented by thin section investigations and experiments in the forest stands and in the laboratory.

Comparing with numerous different habitats has proved that the animal traces form a certain pattern within the profile; this is caused by the changing of the physical and chemical conditions and by the succession of the microflora in the different stages and layers of the litter and soil material. Thus the animal activities can be divided into a number of processes which can be found in several habitats, even if the species are not the same. These processes are characterized by the titles of items *a–l* in chapter 5 as follows:

a. Feeding on litter and other decaying residues in the L-layer and the microbes living thereon, opening of the leaf cuticle
   by
   surface-inhabiting Collembola and Oribatids, to a smaller extent other mites and Copeognatha, too.

b. Leaf comminution in more compact parts of the lower L- and upper F-layer
   by
   larvae of smaller, fast developing Diptera.

c. Consuming of the film containing microbes and decaying organic detritus in the L- and upper F-layer, converting it into blackish, nearly homogenous excrements
by
Enchytraeidae and species of *Dendrobaena*.

d. Comminution of the leaves in the F-layer
by
stronger Arthropods, to a smaller extent snails and slugs, too.

e. Consuming of Arthropod faeces and leaf residues in the F-layer, converting them into dark brown, moulded droppings
by
Enchytraeidae and *Dendrobaena* species, to a smaller extent juveniles of other earthworms, too.

f. Local comminution of particularly closely packed lots of leaves in the F-layer
by
Oribatids, especially Phtiracaridae mining during their juvenile stages and as adults.

g. Feeding on microbes and slime and the tissue already extensively decayed in all layers containing moist, decomposing plant residues
by
cryptic mites, Collembola, small woodlice, Nematodes, Rotatoria, Tardigrada, and Protozoa.

h. Consuming of disintegrating Arthropod faeces and leaf fragments of the F-layer together with mineral matter, converting it into earthy excrements of the H-layer
by
species of *Lumbricus* and *Allolobophora terrestris*, to a smaller extent also other earthworms.

j. Repeated consuming of the humose excrement masses in the H-layer, building of passages and pits in the soil
by
all soil-inhabiting earthworms.

k. Converting of humose earth and plant residues of the H-layer into fine granular excrements, disintegration of compact earthworm clods
by
all soil-inhabiting Enchytraeidae.

l. Loosening and blending of the earth
by
all animals burrowing and stirring in the soil.

In favourable places, the processes *a*, *b* ,*d*, *h*, *j* follow each other distinctly, while *c*, *e*, *g* overlap temporarily and locally, and *j*, *k*, *l* can be proved to occur together in the mineral H-layer; *f* appears only in closely packed lots of leaves. In many habitats certain processes are vague or not even existent, while others are distinctly effective; in extreme cases the situation is determined by one process only. Thus the diversity of the animal activities in the forest soils can be understood.

In favourable habitats the animal traces are distributed mosaic-like and this pattern changes during the seasons. Where the population is more unvarying and especially where decomposition is slow, the traces extend over larger areas and can be found more regularly. In extreme cases an entire layer is characterized by certain droppings, which are present during the whole year.

Field observation is indispensable for the understanding of what goes on in the forest soil. The correlation between certain animal activities or process successions and the humus forms of soil science is unsatisfactory. It is suggested not to take into account zoological details in the definition of humus forms. After this investigation it can be decided which animal groups are of practical economic significance in the

deciduous forests of Central Europe. Soil animals of decisive importance are the soil-inhabiting earthworm species and Enchytraeidae and among the Arthropods the larger Diplopod species and larvae of Tipulidae, Bibionidae, Lycoriidae, and Sciophilidae, All others are of no economic value. Loosening of earth by burrowing animals usually takes place automatically in favourable habitats. Indirectly the observations demonstrate the great importance of the microflora, too.

9. Literatur *

D'Aguilar, J., und Bessard, A., 1963: Activité biologique des larves de *Bibio* dans divers composts. In: Doeksen, J., und van der Drift, J., (ed.), Soil Organisms; Amsterdam. 103-108. — Altemüller, H.-J., 1956: Neue Möglichkeiten zur Herstellung von Bodendünnschliffen. Zeitschr. Pflanzenern. Düng. Bodenk., **72**, 55-62. — Altemüller, H.-J., 1962: Verbesserung der Einbettungs- und Schleiftechnik bei der Herstellung von Bodendünnschliffen mit Vestopal. Zeitschr. Pflanzenern. Düng. Bodenk., **99**, 164-177. — Balogh, J., 1958: Lebensgemeinschaften der Landtiere. Berlin – Budapest, 560 S. — Baltzer, R., 1955: Regenwurmfauna und Bodentyp. Zeitschr. Pflanzenern. Düng. Bodenk., **71**, 246-252. — Baltzer, R., 1956: Die Regenwürmer Westfalens. Eine tiergeographische, ökologische und sinnesphysiologische Untersuchung. Zool. Jahrb. (Syst.), **84**, 355-414. — Biwer, A., 1961: Quantitative Untersuchungen über die Bedeutung der Asseln und der Bakterien für die Fallaubzersetzung unter Berücksichtigung der Wirkung künstlicher Düngemittelzusätze. Z. ang. Ent., **48**, 307-328 und 377-394. — Bocock, K. L., 1963: Changes in the amount of nitrogen in decomposing leaf litter of sessile oak *(Quercus petraea)*. Journ. Ecol., **51**, 555-566. — Brauns, A., 1954 a: Die Beteiligung bodenlebender Zweiflüglerlarven an der Bildung coprogener Humuselemente. Zeitschr. Angew. Zool., **41**, 233-241. — Brauns, A., 1954 b: Die Sukzession der Dipterenlarven bei der Stockhumifizierung. Zeitschr. Morph. Ökol. Tiere, **43**, 313-320. — Brereton, J. le G., 1957: The distribution of woodland Isopods. Oikos, **8**, 85-106. — Brüsewitz, G., 1959: Untersuchungen über den Einfluß des Regenwurms auf Zahl, Art und Leistungen von Mikroorganismen im Boden. Arch. Mikrobiol., **33**, 52-82. — Buckle, Ph., 1923: On the ecology of soil insects on agricultural land. Journ. Ecol., **11**, 93-102. — Burges, A., 1963: The microbiology of a podzol profile. In: Doeksen, J., und van der Drift, J., (ed.), Soil Organisms; Amsterdam. 151-157. — Častuhin, W. Ja., 1952: (Der Zerfall pflanzlicher Rückstände und die Rolle der Pilze bei der Bodenbildung.) Agrobiologija, Jg. 1952, H. 4, 12-25 (russ.). — Christensen, B., 1956: Studies on Enchytraeidae. 6. Technique for culturing Enchytraeidae, with notes on cocoon types. Oikos, **7**, 302-307. — Darwin, Ch., 1881: The formation of vegetable mould, through the action of worms, with observations on their habits. London, VII + 326 S. — Dobbs, C. G., und Hinson, W. H., 1960: Some observations on fungal spores in soil. In: Parkinson, D., und Waid, J. S., (ed.), The ecology of soil fungi; Liverpool. 33-42. — Dotterweich, H., 1933: Die Funktion tierischer Kalkablagerungen als Pufferreserve im Dienste der Reaktionsregulation. Die Kalkdrüsen des Regenwurmes. Pflügers Arch. ges. Physiol., **232**, 263-286. — van der Drift, J., 1949: De bodemfauna in onze bossen. Nederl. Boschbouw-Tijdschr., **21**, 31-43 und 67-76. — van der Drift, J., 1951: Analysis of the animal community in a beech forest floor. Tijdschr. Entom., **94**, 1-168. — van der Drift, J., und Witkamp, M., 1960: The significance of the breakdown of oak litter by *Enoicyla pusilla* Burm. Arch. Néerl. Zool., **13**, 486-492. — Duchaufour, Ph., 1947: Le hêtre est-il une essence améliorante? Rev. Eaux et Forêts, **85**, 728-737. — Dunger, W., 1956: Untersuchungen über Laubstreuzersetzung durch Collembolen. Zool. Jahrb. (Syst.), **84**, 75-98. — Dunger, W., 1958 a: Über die Zersetzung der Laubstreu durch die Boden-Makrofauna im Auenwald. Zool. Jahrb. (Syst.), **86**, 139-180. — Dunger, W., 1958 b: Über die Veränderung des Fallaubes im Darm von Bodentieren. Zeitschr. Pflanzenern. Düng. Bodenk., **82**, 174-193. — Dunger, W., 1960: Zu einigen Fragen der Leistung der Bodentiere bei der Umsetzung organischer Substanz. Zentralbl. Bakt. Abt. II, **113**, 345-355. — Dunger, W., 1962: Methoden zur vergleichenden Auswertung von Fütterungsversuchen in der Bodenbiologie. Abhandl. Ber. Naturkundemus. Görlitz, **37**, 143-162. — Dunger, W., 1963: Leistungsspezifität bei Streuzersetzern. In: Doeksen, J., und van der Drift, J., (ed.), Soil Organisms; Amsterdam. 92-102. — Ehwald, E., 1956: Über einige Probleme der forstlichen Humusforschung, insbesondere die Entstehung und die Einteilung der Waldhumusformen. Sitzungsber. Dtsch. Akad. Landwirtschaftswiss. Berlin, **V/12**. Leipzig, 44 S. — Ehwald, E., 1958: Die Einteilung der Waldhumusformen. In: Land- u. Hausw. Auswert.- u. Inf.dienst, (Hrsg.), Forstliche Standortsaufnahme – Begriffe und Fach-

* Siehe auch Nachtrag auf S. 68.

ausdrücke; Hiltrup. 23-30. — FINCK, A., 1952: Ökologische und bodenkundliche Studien über die Leistungen der Regenwürmer für die Bodenfruchtbarkeit. Zeitschr. Pflanzenern. Düng. Bodenk., **58**. 120-145. — FORSSLUND, K. H., 1939: Bidrag till kännedomen om djurlivets i marken inverkan på markomwandlingen. I. Om några hornkvalsters (Oribatiders) näring. Medd. Stat. Skogsförsöksanst., **31**, 99-107. — FORSSLUND, K. H., 1943: Studier över det lägre djurlivet i nordsvensk skogsmark. Medd. Stat. Skogsförsöksanst., **34**, 1-283. — FRANZ, H., 1942: Untersuchungen über die Bedeutung der Bodentiere für die Erhaltung und Steigerung der Bodenfruchtbarkeit. Forschungsdienst, **13**, 320-333. — FRANZ, H., 1943: Bildung von Humus aus pflanzlichem Bestandsabfall und Wirtschaftsdünger durch Kleintiere. Bodenk. Pflanzenern., **32**, 336-351. — FRANZ, H., 1950: Bodenzoologie als Grundlage der Bodenpflege. Berlin, X + 316 S. — FRANZ, H., 1957: Die moderne Bodenwirtschaft im Lichte der Bodenbiologie. Mitt. Staatsforstverw. Bayerns, **29**, 29-49. — FRANZ, H., 1960: Feldbodenkunde. Wien – München, XII + 583 S. — FRANZ, H., und LEITENBERGER, L., 1948: Biologisch-chemische Untersuchungen über Humusbildung durch Bodentiere. Österr. Zool. Zeitschr., **1**, 498-518. — FRENZEL, G., 1936: Untersuchungen über die Tierwelt des Wiesenbodens. Jena, 130 S. — FRIEDEL, H., 1928: Ökologische und physiologische Untersuchungen an *Scutigerella immaculata* Newp. Zeitschr. Morph. Ökol. Tiere, **10**, 738-797. — FRÖMMING, E., 1956: Quantitative Untersuchung über die Bedeutung bodenbewohnender Landschnecken für den Abbau des Fallaubes. Biol. Zentralbl., **75**, 705-711. — FRÖMMING, E., 1958 a: Die Rolle unserer Landschnecken bei der Stoffumwandlung und Humusbildung. Zeitschr. Ang. Zool., **45**, 341-350. — FRÖMMING, E., 1958 b: Experimentelle Untersuchungen über den Nahrungsbedarf einiger saprophag lebender Landschneckenarten. Zeitschr. Pflanzenern. Düng. Bodenk., **82**, 10-17. — FUCHS, M., 1961: Contribution a l'étude de l'humification des litières de hêtre. Pédologie, **11**, 30-48. — FÜHRER, E., 1961: Der Einfluß von Pflanzenwurzeln auf die Verteilung der Kleinarthropoden im Boden, untersucht an *Pseudotritia ardua* (Oribatei). Pedobiologia, **1**, 99-112. — GERE, G., 1956: The examination of the feeding biology and the humificative function of Diplopoda and Isopoda. Acta Biol. Acad. Sci. Hung., **6**, 257-271. — GILBERT, O., und BOCOCK, K. L., 1960: Changes in leaf litter when placed on the surface of soils with contrasting humus types. II. Changes in the nitrogen content of oak and ash leaf litter. Journ. Soil Sci., **11**, 10-19. — GILJAROV, M. S., 1963: On the interrelations between soil dwelling invertebrates and soil microorganisms. In: DOEKSEN, J., und VAN DER DRIFT, J., (ed.), Soil Organisms; Amsterdam. 255-259. — GISIN, G., 1952: Ökologische Studien über die Collembolen des Blattkomposts. Rev. Suisse Zool., **59**, 543-578. — GISIN, H., 1943: Ökologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im Schweizerischen Exkursionsgebiet Basels. Rev. Suisse Zool., **50**, 131-224. — GISIN, H., 1956: L'évolution du peuplement des Collemboles (Insectes, Aptérygotes) dans deux tas des feuilles compostés dans des conditions différentes. VIe Congr. Int. Sci. Sol, Paris; Rapports Vol. C, Comm. III, 11-14. — GRAFF, O., 1953: Die Regenwürmer Deutschlands. Schriftenreihe Forschungsanst. Landwirtsch. Braunschweig-Völkenrode, **7**, 81 S. — GUILD, W. J. McL., 1955: Earthworms and soil structure. In: KEVAN, D. K. McE., (ed.), Soil Zoology; London. 83-98. — GUNHOLD, P., 1954: Vergleichende bodenzoologische Untersuchungen an Wald-, Wiesen- und Ackerböden im pannonischen Klimagebiet. Zeitschr. Pflanzenern. Düng. Bodenk., **66**, 19-29. — HAARLØV, N., und WEIS-FOGH, T., 1953: A microscopical technique for studying the undisturbed texture of soils. Oikos, **4**, 44-57. — HARTENSTEIN, R., 1962a: Soil Oribatei. I. Feeding specifity among forest soil Oribatei (Acarina). Ann. Ent. Soc. Amer., **55**, 202-206. — HARTMANN, F., 1944: Waldhumusformen. Zeitschr. ges. Forstwesen, **76/70**, 39-70. — HARTMANN, F., 1952: Forstökologie. Wien, IX + 461 S. — HEAL, O. W., 1963: Soil fungi as food for Amoebae. In: DOEKSEN, J., und VAN DER DRIFT, J., (ed.), Soil Organisms; Amsterdam. 289-297. — HERING, E. M., 1951: Biology of the leaf miners. s'Gravenhage, IV + 420 S. — HESSELMAN, H., 1926: Studies över barrskogens humustäcke, dess egenskaper och beroende av skogsvården. Medd. Stat. Skogsförsöksanst., **22**, 169-552. — HOEKSEMA, K. J., JONGERIUS, A., und VAN DER MEER, K., 1957: Over de invloed van regenwormen op de bodemstructuur in gemulchte boomgaarden. Boor en Spade, **8**, 183-201. — HÜSER, R., 1963: Probleme zur biologischen Luftstickstoffbindung in Waldböden. Zeitschr. Pflanzenern. Düng. Bodenk., **103**, 220-226. — HUTCHINSON, S. A., und KAMEL, M., 1956: The effect of earthworms on the dispersal of soil fungi. Journ. Soil Sci., **7**, 213-218. — JACOT, A. P., 1939: Reduction of spruce and fir litter by minute animals. Journ. Forest., **37**, 858-860. — JANETSCHEK, H., 1949: Tierische Successionen auf hochalpinem Neuland. Nach Untersuchungen am Hintereis-, Niederjoch- und Gepatschferner in den Ötztaler Alpen. Ber. naturw.-med. Ver. Innsbruck, **48/49**, 1-215. — JEGEN, G., 1920: Zur Biologie und Anatomie einiger Enchytraeiden. Vierteljahresschr. Naturforsch. Ges. Zürich, **65**, 100-208. — JOHNSTON, R. R., 1953: A laboratory study of the decomposition of vegetable debris in relation to the formation of raw humus. Plant and Soil, **4**, 334-361. — JONGERIUS, A., und PONS, L., 1962: Einige mikromorphologische Bemerkungen über den Vererdungsvorgang im niederländischen Moor. Zeitschr. Pflanzenern. Düng. Bodenk., **97**, 243-255. — KARG, W., 1963: Die edaphischen Acarina in ihren Beziehungen zur Mikroflora und ihre Eignung als

Anzeiger für Prozesse der Bodenbildung. In: DOEKSEN, J., und VAN DER DRIFT, J., (ed.), Soil Organisms; Amsterdam. 305-315. — KLIMA, J., 1956: Strukturklassen und Lebensformen der Oribatiden (Acari). Oikos, **7**, 227-242. — KOLLMANNSPERGER, F., 1956: Lumbriciden in humiden und ariden Gebieten und ihre Bedeutung für die Fruchtbarkeit des Bodens. VIe Congr. Int. Sci. Sol, Paris; Rapports Vol. C, Comm. III, 293-297. — KUBIFNA, W. L., 1941 a: Die Dünnschlifftechnik in der Bodenuntersuchung. Forschungsdienst, Sonderheft **16**, 91-97. — KUBIENA, W. L., 1941 b: Die mikroskopische Humusuntersuchung. Forschungsdienst, Sonderheft **17**, 62-70. — KUBIENA, W. L., 1943 a: Beiträge zur Bodenentwicklungslehre: Entwicklung und Systematik der Rendsinen. Bodenk. Pflanzenern. **29**, 108-119. — KUBIENA, W. L., 1943 b: Die mikroskopische Humusuntersuchung. Zeitschr. Weltforstwirtsch., **10**, 387-410. — KUBIENA, W. L., 1948: Entwicklungslehre des Bodens. Wien, XI + 215 S. — KUBIENA, W. L., 1953: Bestimmungsbuch und Systematik der Böden Europas. Stuttgart, 392 S. — KUBIENA, W. L., 1955 a: Animal activity in soils as a decisive factor in establishment of humus forms. In: KEVAN, D. K. McE., (ed.), Soil Zoology; London. 73-82. — KUBIENA, W. L., 1955 b: La eficacia de la actividad de la fauna del suelo, desde el punto de vista edafologico. An. edafol. fisiol. veg., **14**, 601-622. — KUBIENA, W. L., BECKMANN, W., und GEYGER, E., 1964: Verbesserung der Herstellung von Bodendünnschliffen durch eine neue Schleif-, Reinigungs- und Poliermaschine. Netherl. Journ. Agric. Sci., **12**, 156-159. — KÜHNELT, W., 1961: Soil Biology. London, 397 S. — KÜHNELT, W., 1963: Über den Einfluß des Mycels von *Clitocybe infundibuliformis* auf die Streufauna. In: DOEKSEN, J., und VAN DER DRIFT, J., (ed.), Soil Organisms; Amsterdam. 281-288. — KURČEVA, G. F., 1960: (The rôle of invertebrates in the decomposition of the oak leaf fall.) Počvovedenie, Jg. 1960, H. 4, 16-23 (russ.). — LAATSCH, W., 1948: Untersuchungen über die Bildung und Anreicherung von Humusstoffen. Ber. Landtechnik, **4**, 1-31. — LAATSCH, W., 1950: Die Bedeutung der Humusstoffe für Bodengefüge und Pflanzenernährung. Zeitschr. Acker- u. Pflanzenbau, **91**, 491-519. — LAATSCH, W., 1957: Dynamik der mitteleuropäischen Mineralböden. 4. Aufl., Dresden-Leipzig, XI + 280 S. — LINDQUIST, B., 1941: Experimentelle Untersuchungen über die Bedeutung einiger Landmollusken für die Zersetzung der Waldstreu. Kgl. Fysiografiska Sällskap. Lund Förhandl., **11**, 144-156. — MAMAEV, B. M., 1961: (Activity of larger invertebrates as one of the main factors of natural destruction of wood.) Pedobiologia, **1**, 38-52 (russ.). — MEYER, F. H., 1959: Untersuchungen über die Aktivität der Mikroorganismen in Mull, Moder und Rohhumus. Arch. Mikrobiol., **33**, 149-169. — MEYER, L., 1941: Über Entstehung und Bildung der Ton-Humus-Komplexe. Forschungsdienst, Sonderheft **17**, 38-41. — MEYER, L., 1943: Experimenteller Beitrag zu makrobiologischen Wirkungen auf Humus- und Bodenbildung. Bodenk. Pflanzenern., **29**, 119-140. — MIHELČIČ, F., 1963: Können Tardigraden im Boden leben? Pedobiologia, **2**, 96-101. — MURPHY, P. W., 1955: Ecology of the fauna of forest soils. In: KEVAN, D. K. McE., (ed.), Soil Zoology; London. 99-124. — NIELSEN, C. O., 1949: Studies on the soil microfauna. II. The soil-inhabiting Nematodes. Natura Jutland., **2**, 1-131. — NIELSEN, C. O., 1955 a: Studies on Enchytraeidae. 2. Field studies. Natura Jutland., **4/5**, 1-58. — NIELSEN, C. O., 1955 b: Studies on Enchytraeidae. 5. Factors causing seasonal fluctuations in numbers. Oikos, **6**, 153-169. — O'CONNOR, F. B., 1957: An ecological study of the Enchytraeid worm population of a coniferous forest soil. Oikos, **8**, 161-199. — O'CONNOR, F. B., 1958: Age class composition and sexual maturity in the Enchytraeid worm population of a coniferous forest soil. Oikos, **9**, 272-281. — PARLE, J. N., 1963 a: Micro-organisms in the intestines of earthworms. Journ. Gen. Microbiol., **31**, 1-11. — PARLE, J. N., 1963 b: A microbiological study of earthworm casts. Journ. Gen. Microbiol., **31**, 13-22. — PAULY, F., 1956: Zur Biologie einiger Belbiden (Oribatei, Moosmilben) und zur Funktion ihrer pseudostigmatischen Organe. Zool. Jahrb. (Syst.), **84**, 275-328. — PETERS, B. G., 1955: Soil-inhabiting Nematodes. In: KEVAN, D. K. McE., (ed.), Soil Zoology; London. 44-54. — PONOMAREVA, S. I., 1948: (Die Geschwindigkeit der Kalzitbildung durch Regenwürmer in Böden.) Dokl. Akad. Nauk SSSR, **61**, 505-507 (russ.). — PONOMAREVA, S. I., 1953: (Der Einfluß der Lebenstätigkeit der Regenwürmer auf die Bildung einer festen Struktur im rasenpodsoligen Boden.) Trudy Počv. Inst. im. V. V. Dokučaeva, **41**, 304-378 (russ.). — PONOMAREVA, S. I., 1962: Die Bedeutung der biologischen Faktoren für die Steigerung der Fruchtbarkeit rasenpodsoliger Böden. Zeitschr. Pflanzenern. Düng. Bodenk., **97**, 205-215. — POOLE, T. B., 1959: Studies on the food of Collembola in a Douglas fir plantation. Proc. Zool. Soc. London, **132**, 71-82. — POOLE, T. B., 1961: An ecological study of the Collembola in a coniferous forest soil. Pedobiologi, **1**, 113-137. — POOLE, T. B., 1962: The effect of some environmental factors on the pattern of distribution of soil Collembola in a coniferous woodland. Pedobiologia, **2**, 169-182. — PRIESNER, E., 1961: Nahrungswahl und Nahrungsverarbeitung bei der Larve von *Tipula maxima*. Pedobiologia, **1**, 25-37. — PUFFE, D., und GROSSE-BRAUCKMANN, G., 1963: Mikromorphologische Untersuchungen an Torfen. Zeitschr. Kulturtechn. Flurberein., **4**, 159-188. — RAW, F., 1962: Studies of earthworm populations in orchards. I. Leaf burial in apple orchards. Ann. Appl. Biol., **50**, 389-404. — REMANE, A., 1943: Die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie. Biol. Gen., **17**, 164-182. — VAN RHEE, J. A., 1963: Earthworm

activities and the breakdown of organic matter in agricultural soils. In: DOEKSEN, J., und VAN DER DRIFT, J., (ed.), Soil Organisms; Amsterdam. 55-59. — RIHA, G., 1951: Zur Ökologie der Oribatiden in Kalksteinböden. Zool. Jahrb. (Syst.), **80**, 407-450. — ROBERTSON, J. D., 1936: The function of the calciferous glands of earthworms. Journ. Exp. Biol., **13**, 279-297. — ROMELL, L. G., und HEIBERG, S. O., 1931: Types of humus layers in the forest of northeastern United States. Ecology, **12**, 567-608. — RÜHL, A., 1957: Eine Auswertung von Streuanalysen aus norddeutschen Mittelgebirgen. Forstw. Centralbl., **76**, 364-376. — RUSSELL, E. W., 1950: Soil conditions and plant growth. 8th ed., London, XVI + 635 S. — RUSSELL, E. W., 1961: Soil conditions and plant growth. 9th ed., London, XVI + 688 S. — SACHTLER, M., 1958: Untersuchungen über den Einfluß der Lumbriciden auf die Humifizierung der organischen Bodensubstanz. Diss. Univ. Göttingen. — SAHAROV, M. I., 1950: (Elemente der Waldbiogeozönosen.) Dokl. Akad. Nauk SSSR, **71**, 557-560 (russ.). — SAITÔ T., 1957: Chemical changes in beech litter under microbiological decomposition. Ecol. Rev. Tôhoku Univ., **14**, 209-216. — SATCHELL, J. E., 1955: Some aspects of earthworm ecology. In: KEVAN, D. K. McE., (ed.), Soil Zoology; London. 180-201. — SATCHELL, J. E., 1958: Earthworm biology and soil fertility. Soils and Fertilizers, **21**, 209-219. — SATCHELL, J. E., 1963: Nitrogen turnover by a woodland population of *Lumbricus terrestris*. In: DOEKSEN, J., und VAN DER DRIFT, J., (ed.), Soil Organisms; Amsterdam. 60-66. — SCHALLER, F., 1950: Biologische Beobachtungen an humusbildenden Bodentieren, insbesondere an Collembolen. Zool. Jahrb. (Syst.), **78**, 506-525. — SCHALLER, F., 1953: Untersuchungen zur Fortpflanzungsbiologie arthropleoner Collembolen. Zeitschr. Morph. Ökol. Tiere, **41**, 265-277. — SCHEFFER, F., und ULRICH, B., 1960: Lehrbuch der Agrikulturchemie und Bodenkunde. III. Teil. Humus und Humusdüngung. Band I. Stuttgart, VII + 266 S. — SCHMIDEGG, E., 1938: Die Enchytraeiden des Hochgebirges der Nordtiroler Kalkalpen. Ber. natur.-med. Ver. Innsbruck, **45/46**, 1-45. — SCHMIDT, E. L., und STARKEY, R. L., 1951: Soil microorganisms and plant growth substances: II. Transformations of certain B-vitamins in soil. Soil Sci., **71**, 221-231. — SCHMIDT, H., 1952: Nahrungswahl und Nahrungsverarbeitung bei Diplopoden (Tausendfüßlern). Mitt. Naturwiss. Ver. Steiermark, **81/82**, 42-66. — SCHULTE, H., 1954: Beiträge zur Ökologie und Systematik der Bodenrotatorien. Zool. Jahrb. (Syst.), **82**, 551-617. — SCHUSTER, R., 1956: Der Anteil der Oribatiden an den Zersetzungsvorgängen im Boden. Zeitschr. Morph. Ökol. Tiere, **45**, 1-33. — SIEGEL, O., und MEYER, L., 1938: Untersuchungen über Lagerung und Wirkung von Stalldünger. Teil IV: Wirkung einer Beimischung von Montmorillonit-Ton auf Rotte und Humifizierung des Stallmistes. Bodenk. Pflanzenern., **7**, 190-199. — SPANNAGEL, G., 1954: Modellversuch mit Regenwürmern zur Frage der Bodenbildung und Bodenfruchtbarkeitssteigerung. Zeitschr. Pflanzenern. Düng. Bodenk., **64**, 217-222. — SPRINGETT, J. A., 1963: The distribution of three species of Enchytraeidae in different soils. In: DOEKSEN, J., und VAN DER DRIFT, J., (ed.), Soil Organims; Amsterdam. 414-419. — STARLING, J. H., 1944: Ecological studies on the Pauropoda of the Duke Forest. Ecol. Monogr., **14**, 291-310. — STEBAEV, I. V., 1958: (The rôle of soil invertebrates in the development of microflora of subarctic soils (exemplified by Tipulidae [Diptera] larvae.) Dokl. Akad. Nauk SSSR, **122**, 720-722 (russ.). — STEPHENSON, J., 1930: The Oligochaeta. Oxford, XVI + 978 S. — STOCKDILL, S. M. J., 1959: Earthworms improve pasture growth. New Zealand Journ. Agric., **98**, 227-233. — STÖCKLI, A., 1928: Studien über den Einfluß des Regenwurmes auf die Beschaffenheit des Bodens. Landwirtsch. Jahrb. Schweiz, **42**, 1-121. — STÖCKLI, A., 1957: Über das Vorkommen der Enchytraeiden in Wiesen, Weiden, Ackerland und Waldböden der Schweiz. Landwirtsch. Jahrb. Schweiz, **71**, 171-188. — STRENZKE, K., 1951: Systematik, Morphologie und Ökologie der terrestrischen Chironomiden. Arch. Hydrobiol., Suppl. **18**, 207-414. — STRENZKE, K., 1952: Untersuchungen über die Tiergemeinschaften des Bodens: Die Oribatiden und ihre Synusien in den Böden Norddeutschlands. Zoologica, **104**, 1-173. — STURM, H., 1959: Die Nahrung der Proturen. Die Naturwiss., **46**, 90-91. — SWABY, R. J., 1949: The influence of earthworms on soil aggregation. Journ. Soil Sci., **1**, 195-197. — THIELE, H.-U., 1956: Die Tiergesellschaften der Bodenstreu in den verschiedenen Waldtypen des Niederbergischen Landes. Z. ang. Ent., **39**, 316-367. — TISCHLER, W., 1951: Zur Synthese biozönotischer Forschung. Acta Biotheor., **9**, 135-162. — TISCHLER, W., 1955: Synökologie der Landtiere. Stuttgart, XVI + 414 S. — v. TÖRNE, R., 1961: Ökologische Experimente mit *Folsomia candida* (Collembola). Pedobiologia, **1**, 146-149. — v. TÖRNE, E., 1963: Indirekter Nachweis von Elektivwirkungen mineralischer Düngemittel auf die Mikroflora von rottendem Getreidestroh. Zentralbl. Bakt. Abt. II, **116**, 681-688. — TÓTH, L., 1942: Der Darmkanal der Collembolen. Arbeit. ungar. biol. Forschungsinst. Tihany, **14**, 397-440. — TRAPPMANN, M., 1954: Beitrag zur Biologie und Ökologie von *Enchytraeus buchholzi* Vejdovsky 1879 (Annelida, Clitellata). Diss. TH Braunschweig. — WALLWORK, J. A., 1958: Notes on the feeding behaviour of some forest soil Acarina. Oikos, **9**, 260-271. — WENT, J. C., 1963: Influence of earthworms on the number of bacteria in the soil. In: DOEKSEN, J., und VAN DER DRIFT, J., (ed.), Soil Organisms; Amsterdam. 260-265. — WILCKE, D. E., 1953: Über die vertikale Verteilung der Lumbriciden im Boden. Zeitschr. Morph. Ökol.

Tiere, **41**, 372-385. — WILCKE, D. E., 1962: Untersuchungen über die Einwirkung von Stallmist und Mineraldüngung auf den Besatz und die Leistungen der Regenwürmer im Ackerboden. In: KLAPP, E., und WURMBACH, H., (Hrsg.), Die Beeinflussung der Bodenfauna durch Düngung; Monogr. z. Angew. Entom., **18**, Hamburg-Berlin. 121-167. — WITTICH, W., 1933: Untersuchungen in Nordwestdeutschland über den Einfluß der Holzart auf den biologischen Zustand des Bodens. Mitt. Forstwirtsch. Forstwiss., **4**, 115-158. — WITTICH, W., 1939: Untersuchungen über den Verlauf der Streuzersetzung auf einem Boden mit Mullzustand. Forstarchiv, **15**, 96-111. — WITTICH, W., 1943: Untersuchungen über den Verlauf der Streuzersetzungen auf einem Boden mit Mullzustand II. Forstarchiv, **19**, 1-18. — WITTICH, W., 1952: Der heutige Stand unseres Wissens vom Humus und neue Wege zur Lösung des Rohhumusproblems im Walde. Schrftrh. Forstl. Fak. Univ. Göttingen, **4**. 106 S. — WITTICH, W., 1953: Untersuchungen über den Verlauf der Streuzersetzung auf einem Boden mit starker Regenwurmtätigkeit. Schrftrh. Forstl. Fak. Univ. Göttingen, **9**, 3-33. — WITTICH, W., 1963: Bedeutung einer leistungsfähigen Regenwurmfauna unter Nadelwald für Streuzersetzung, Humusbildung und allgemeine Bodendynamik. Schrftrh. Forstl. Fak. Univ. Göttingen, **30**, 3-60. — ZACHARIAE, G., 1959: Vortrag Zool. Inst. TH Braunschweig 7. Dezember 1959. Auszugsw. in: SCHALLER, F., 1962: Die Unterwelt des Tierreiches. Berlin-Göttingen-Heidelberg. 24-25. — ZACHARIAE, G., 1962: Zur Methodik bei Geländeuntersuchungen in der Bodenzoologie. Zeitschr. Pflanzenern. Düng. Bodenk., **97**, 224-233. — ZACHARIAE, G., 1963: Was leisten Collembolen für den Waldhumus? In: DOEKSEN, J., und VAN DER DRIFT, J., (ed.), Soil Organisms; Amsterdam. 109-124. — ZACHARIAE, G., 1964: Welche Bedeutung haben Enchytraeen im Waldboden? In: JONGERIUS, A., (ed.), Soil Micromorphology; Amsterdam-London-New York. 57-68. — ZRAŽEVSKIJ, A. I., 1957: (Regenwürmer als Faktor der Fruchtbarkeit der Waldböden.) Izd. AN USSR; Kiev, 271 S. (russ.).

Nachtrag zum Literaturverzeichnis

VAN DER DRIFT, J., 1964: Soil fauna and soil profile in some inland-dune habitas. In: JONGERIUS, A., (ed.), Soil Micromorphology; Amsterdam–London–New York. 69-81. — GISIN, H., 1947. Analyses et synthèses biocénotiques. Archs. Sci. phys. nat., 5. Pér., **29**, 42-75. — HARTENSTEIN, R., 1962 b: Soil Oribatei VI. *Protoribates lophotrichus* (Acarina: Haplozetidae) and its associations with microorganisms. Ann. Ent. Soc. Amer., **55**, 587-591. — HARTENSTEIN, R., 1962 c: Soil Oribatei VII. Decomposition of conifer needles and deciduous leaf petioles by *Steganacarus diaphanum* (Acarina: Phtiracaridae). Ann. Ent. Soc. Amer., **55**, 713-716. — JONGERIUS, A., und HEINTZBERGER, G., 1963: The preparation of mammoth-sized thin sections. Soil Surv. Papers, Netherl. Soil Surv. Inst., **1**. 37 S. — KNÜLLE, W., 1957: Die Verteilung der Acari: Oribatei im Boden. Zeitschr. Morph. Ökol. Tiere, **46**, 397-432. — KURČEVA, G. F., 1964: Wirbellose Tiere als Faktor der Zersetzung von Waldstreu. Pedobiologia, **4**, 8-30. — MEYER, F. H., 1964: The role of the fungus *Cenococcum graniforme* (Sow.) Ferd. et Winge in the formation of mor. In: JONGERIUS, A., (ed.), Soil Micromorphology; Amsterdam-London-New York. 23-31. — MORITZ, M., 1963: Über Oribatidengemeinschaften (Acari: Oribatei) norddeutscher Laubwaldböden, unter besonderer Berücksichtigung der die Verteilung regelnden Milieubedingungen. Pedobiologia, **3**, 142-243. — POOLE, T. B., 1964: A study of the distribution of soil Collembola in three small areas in a coniferous woodland. Pedobiologia, **4**, 35-42.